

**Beiträge zum Verhalten von
Irbissen, *Uncia uncia* (Schreber, 1775)
in Zoologischen Gärten**

INAUGURAL-DISSERTATION

**zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich**

von
INGO RIEGER
von Fischenthal (ZH)

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. H. Hediger, Zürich
Prof. Dr. B. Wehner, Zürich
Prof. Dr. P. Vogel, Lausanne
Prof. Dr. A. S. Etienne, Genf

Zürich
Januar 1980



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**Beiträge zum Verhalten von
Irbissen, *Uncia uncia* (Schreber, 1775)
in Zoologischen Gärten**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
INGO RIEGER
von Fischenthal (ZH)

Begutachtet von den Herren

Prof. Dr. H. Hediger, Zürich
Prof. Dr. R. Wehner, Zürich
Prof. Dr. P. Vogel, Lausanne
Prof. Dr. A. S. Etienne, Genf

Zürich
Januar 1980



Umschlag: Irbisse sind vorwiegend dämmerungsaktiv. In den Ruhephasen bevorzugen sie erhöhte Stellen zum Liegen. Im Jahr 1978 war der Zürcher Zoo weltweit die einzige Institution, die fünf Irbisse (drei adulte, zwei subadulte) gemeinsam in einem Käfig hielt (v. l. n. r.: ARG, DALAIA, DOBRA, ANDRA, WALO).

INHALTSVERZEICHNIS

1.	EINLEITUNG	5
2.	MATERIAL UND METHODE	9
3.	RESULTATE	13
3. 1.	Aktivität	13
3. 2.	Gehegebenützung	18
3. 2. 1.	Ruhephase	18
3. 2. 2.	Aktivität	20
3. 3.	Markieren	23
3. 3. 1.	Wischen	28
3. 3. 2.	Spritzharnen	33
3. 3. 3.	Markiersituationen	34
3. 3. 4.	Verhalten gegenüber Geruchsreizen	36
3. 4.	Krallenschärfen und Rollen	40
3. 5.	Nahrungsaufnahme	45
3. 6.	Defäkation	46
3. 7.	Sozialverhalten	49
3. 7. 1.	Sozialethogramm und soziale Funktionskreise	49
3. 7. 1. 1.	Begrüßungsverhalten	50
3. 7. 1. 2.	Grooming	57
3. 7. 1. 3.	Spiel	62
3. 7. 1. 4.	Agonistisches Verhalten	70
3. 7. 1. 5.	Paarungsverhalten	74
3. 7. 1. 6.	Mimik und Gestik	80
3. 7. 1. 7.	Lautäusserungen	84
3. 7. 1. 8.	Mutter - Kind - Verhalten	87
3. 7. 2.	Dyadenbeziehungen	90
3. 7. 2. 1.	Soziale Zeit	90
3. 7. 2. 2.	Soziale Initiative und "auffällige Verhaltensweisen"	98
3. 7. 2. 3.	Mittlere Abstände	99
3. 8.	Zusammenfassung: Saisonale Änderungen im Irbis-Verhalten	103

4.	SOZIALE ORGANISATION VON IRBISSEN	104
4. 1.	Sozialverhalten	105
4. 1. 1.	Dyaden	105
4. 1. 2.	Sozialethogramm	112
4. 1. 3.	Soziale Organisation	113
4. 2.	Beutetiere	114
4. 3.	Raumanspruch	116
5.	ZUSAMMENFASSUNG	118
6.	LITERATUR	120
7.	ANHANG (Tabellen)	129

1. EINLEITUNG

BUFFON (1761) berichtete unter dem französischen Namen 'once' als erster Autor über die Felidenart, deren Verhalten nachstehend beschrieben werden soll. SCHREBER (1778) gab der Art den lateinischen Namen Felis uncia und den deutschen Namen 'Unze'. Im englischen Sprachraum wurde 'ounce' verwendet (GRIFFITH 1827). In der ersten Hälfte des letzten Jahrhunderts wurde die mongolische Bezeichnung 'Irbis' benützt, zuerst als Artname in der binären Nomenklatur (EHRENBERG 1830), später auch in der deutschen Sprache anstelle von 'Unze' (POEPPIG 1851). Grund für diese Aenderung war die Verwechslungsgefahr von 'Unze' mit 'Onza', mit dem im letzten Jahrhundert der Jaguar, Panthera onca, bezeichnet wurde. BLYTH (1863) führte erstmals den Namen 'snow leopard' ein, der jedoch nur zögernde Anwendung fand. Erst gegen Ende des 19. Jahrhunderts wurde diese Bezeichnung im Englischen häufiger gebraucht (HUTTON 1869, ELLIOT 1883, BLANFORD 1888-1891, LYDEKKER 1895). Kurz vor der Jahrhundertwende erschien die deutsche Uebersetzung 'Schnee leopard' (BREHM 1890). In den Veröffentlichungen des 20. Jahrhunderts sind im Deutschen 'Irbis' und 'Schnee leopard', im Englischen 'ounce' und 'snow leopard' nebeneinander als Synonym in Gebrauch. Unter Berücksichtigung des Hinweises auf die Verwechslungsgefahr von 'Unze' und 'Onza' und in Analogie zum Prioritätsprinzip der zoologischen Nomenklatur (MAYR 1975) werde ich nachfolgend den Namen 'Irbis' verwenden.

In der Literatur findet man keine genauen Verbreitungskarten, in der einzelne Irbis-Fundorte eingetragen sind. Eine Ausnahme bildet die von STROGANOV (1969) veröffentlichte Karte mit Fundorten in Sibirien. In Abb. 1 ist deshalb nur das ungefähre Verbreitungsgebiet eingezeichnet. Irbisse leben in den zentralasiatischen Gebirgen. Im südlichen Teil ihres Areals (Himalaya, Tibet, Hindukusch) leben sie zwischen 1500 und 5600 m (DANG 1967, ROBERTS 1977, SCHALLER 1977), in nörd-

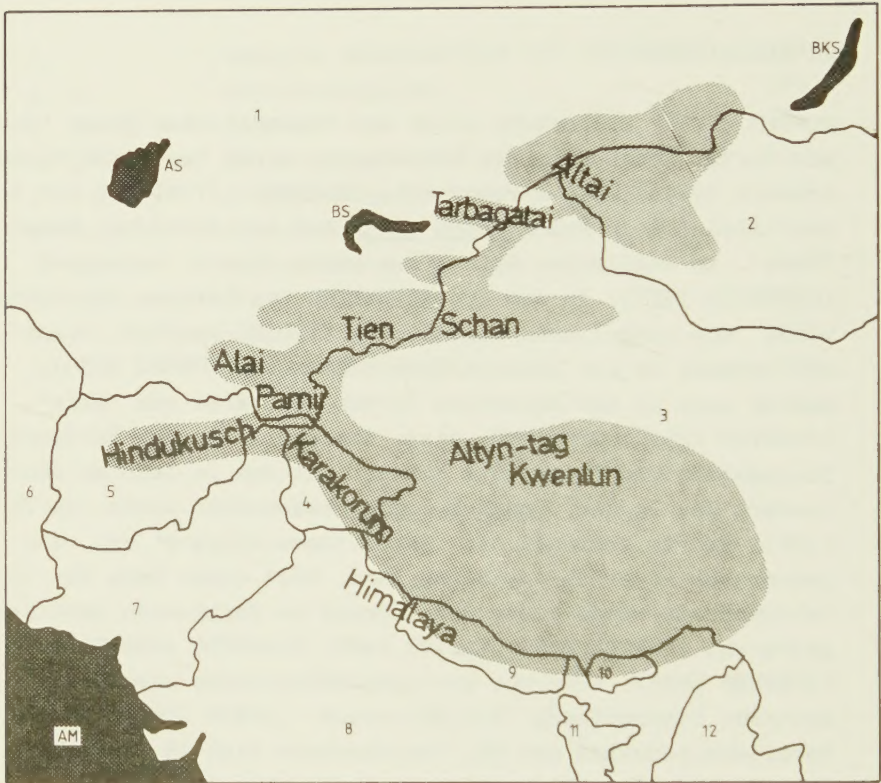


Abb. 1: Irisse leben in den zentralasiatischen Gebirgen auf 600 bis 5600 m. Die Karte zeigt das ungefähre Verbreitungsgebiet (nach Angaben von STROGANOV 1969, ANONYMUS 1972, SCHALLER 1971, 1977, ROBERTS 1977, BANNIKOV 1978, CORBERT 1978). 1: USSR, 2: Mongolische Volksrepublik, 3: Chinesische Volksrepublik, 4: Kaschmir, 5: Afghanistan, 6: Iran, 7: Pakistan, 8: Indien, 9: Nepal, 10: Bhutan, 11: Bangladesch, 12: Burma, AS: Aral-See, BS: Balchasch-See, BKS: Baikal-See, AM: Arabisches Meer.

lichen Teil (Sibirien) findet man sie zwischen 600 und 1500 m (STROGANOV 1969, BANNIKOV 1978). Sie leben vor allem in gering bewachsenem Gelände der alpinen und Krummholz-Zone. Im nördlichen, tiefer gelegenen Teil des Verbreitungsgebiets können sie in der Busch- und teilweise auch in der Wald-Zone vorkommen (NOVIKOV 1962, DANG 1967, STROGANOV 1969, ROBERTS 1977, SCHALLER 1971, 1977).

Die Felidensystematik kann keineswegs als geklärt bezeichnet werden. Je nach dem Hauptarbeitsgebiet eines Taxonomen (z. B. Anatomie, Paläontologie, Cytologie, Ethologie, etc.) variieren die Integrationsniveaux. Aus diesem Grund verzichtete HEMMER (1978a) auf eine Einteilung der Felidae in Unterfamilien, Gattungsgruppen und Gattungen. Alle neueren systematischen Arbeiten stellen uncia in die Nähe der Panthera-Arten, weisen aber darauf hin, dass uncia in verschiedenen Merkmalen Gemeinsamkeiten mit andern Feliden-Arten, besonders mit dem Nebelparder, Neofelis nebulosa, zeigt (POCOCK 1917, HALTENORTH 1936, 1937, HEMMER 1966, 1968, 1978b, THENIUS 1969, LEYHAUSEN 1973). Einige ethologische Merkmale, die für taxonomische Zwecke verwendet wurden (Flehmen, Fress- und Trinkhaltung, Drohhaltung, Schnurren-Brüllen), werde ich in den entsprechenden Resultatabschnitten diskutieren.

Autoren, die über uncia geschrieben haben, sind sich nicht einig, ob es sich hier um eine mono- oder polytypische Art handle. HALTENORTH (1936) und KRUMBIEGEL (1954) finden keine Hinweise auf Rassenbildungen. Andererseits sind bisher drei Unterarten beschrieben worden: (1) uncia. Die Herkunft des ersten von BUFFON (1761) beschriebenen Fells ist nicht bekannt. POCOCK (1930) schlug das Altai-Gebirge als terra typica vor. (2) uncioides. Brian HODGSON brachte aus Nepal ein Fell mit, das von HORSFIELD (1855) beschrieben wurde. (3) schneideri. ZUKOWSKY (1950) führte diesen Namen, zu Ehren des früheren Leipziger Zoodirektors Karl Max SCHNEIDER, für ein Individuum aus Sikhim ein. Von den drei beschriebenen Unterarten sind nur Unterschiede in der Fellgrundfärbung bekannt. Osteologische Messungen und andere, besser für taxonomische Zwecke geeignete Merkmale fehlen. Bis KURTEN's Untersuchungen über Irbis-Unterarten vorliegt, schliesse ich mich den Ansichten HALTENORTH's und KRUMBIEGEL's an und betrachte uncia als monotypische Art.

In den zweihundert Jahren seit seiner Erstbeschreibung wur-

den nur wenig neue Erkenntnisse über den Irbis gewonnen. Grund dafür ist die Tatsache, dass direkte Kontakte zwischen ihm und Menschen äusserst selten sind, denn seine Populationsdichte ist sehr gering, bedingt durch ein beschränktes Nahrungsangebot und die Konkurrenz mit andern Carnivoren, u. a. Wolf und Braunbär. Neben der geringen Populationsdichte der Irbisse senkt auch die geringe menschliche Populationsdichte die Wahrscheinlichkeit einer gegenseitigen Begegnung. Zudem lässt der unwirtliche Lebensraum der dortigen Bevölkerung wenig Zeit für kulturelle Beschäftigungen, so dass allfällige Kontakte mit der in Frage stehenden Tierart nicht festgehalten werden. Auch neueste Forschungsreisen (SCHALLER 1971, 1977) ins Irbis-Verbreitungsgebiet zeigten, dass eine eingehende Untersuchung dieser Tierart im Freileben ohne einen gewaltigen technischen Aufwand nicht durchführbar ist.

Der geringe Irbis-Bestand wurde noch vor wenigen Jahren weiter dezimiert durch Abschüsse im Zusammenhang mit dem Fellhandel. Doch in den meisten Ländern, in denen diese Feliden-Art immer noch vorkommt, ist sie, wenigstens auf dem Papier, unter Schutz gestellt (Tab. 18).

In dem eben Gesagten sind die beiden Gründe angedeutet, die zu der vorliegenden Arbeit führten: (1) Der Irbis gehört zur Zeit zu den seltensten Tierarten und ist im ROTBUCH aufgeführt (GOODWIN & HOLLOWAY 1972). (2) Obwohl er schon vor mehr als zweihundert Jahren erstmals wissenschaftlich beschrieben wurde, ist über seine Biologie nur äusserst wenig bekannt. Mit der vorliegenden Arbeit will ich versuchen, aufgrund von Verhaltensbeobachtungen in Zoologischen Gärten und dem bisherigen Wissen über Anatomie und Oekologie eine erste Uebersicht über die möglichen Sozialorganisationen zu skizzieren.

Danksagung

Eine mehrjährige Arbeit kann nicht ohne die Hilfe und Unterstützung von verschiedenen Personen durchgeführt werden, und ich freue mich, an dieser Stelle meinen herzlichen Dank all denen auszusprechen, die mir in dieser oder jener Weise halfen. Ich bin meinem Lehrer Prof. Dr. H. HEDIGER für das entgegengebrachte Vertrauen, das Thema frei bearbeiten zu dürfen, für seine Anregungen und Kritiken zu grossem Dank verpflichtet. Dem Direktor des Zürcher Zoos, Dr. P. WEILENMANN, dem Assistenten Dr. C. R. SCHMIDT und dem Revierwärter P. EISENRING möchte ich meinen Dank aussprechen für das Verständnis, das sie meinen Anliegen entgegenbrachten. Vom Ehepaar B. und C. SCHNEIDERMAN, Krefeld, erhielt ich viele wertvolle Hinweise und Anregungen in mehreren Diskussionsabenden. Mein Kollege Dr. H. HUBER, z. Z. in Austin, beobachtete und filmte für mich die Irbisse im Zoo von San Antonio, USA. Mit Dr. G. PETERS, Wuppertal, stehe ich seit 1977 in regem und fruchtbarem Gedankenaustausch. Ohne die vielfältigen Unterstützungen moralischer, aber auch praktischer Natur, mit denen mir meine Lebensgefährtin Dr. D. WALZTHOENY half, wäre diese Arbeit nie zu Ende geführt worden.

Im weiteren möchte ich folgenden Personen für ihre Mithilfe, Anregungen und Unterstützungen danken: Dr. L. BLOMQUIST, Helsinki, Dr. P. J. H. van BREE, Amsterdam, Dr. W. ENCKE, Krefeld, Dr. W. EWERTS, Hannover, Dr. J. FOSTER, Seattle, Ms H. FREEMAN, Seattle, Dr. I. KOIVISTO, Helsinki, J. KLAGES, Zürich, Frau S. LUEDICKE, Marburg, C. POHLE, E-Berlin, Dr. M. S. RICH, San Diego, O. ROETHLIN, Zürich, Dr. D. RUEDI, Basel, Dr. P. VOGT, Krefeld, Dr. C. WAHLBERG, Helsinki, Dr. J. WENSING, Arnhem, und Dr. A. WUENSCHMANN, München. Fonds des Zoologischen Gartens Zürich und der Tierpsychologischen Abteilung der Universität Zürich am Zoologischen Garten deckten einen Teil der Reisekosten. Prof. Dr. H. HEDIGER, Dr. C. R. SCHMIDT und Dr. R. KELLER lasen das Manuskript kritisch durch. Dr. G. PETERS machte Anregungen zu dem Abschnitt über die Lautäusserungen.

2. MATERIAL UND METHODE

Die Verhaltensbeobachtungen für die vorliegende Arbeit begannen im Mai 1976 und dauerten bis April 1979. Das Schwergewicht lag beim Studium des Sozialverhaltens der Irbisse im Zoologischen Garten Zürich, denen seit März 1976 eine

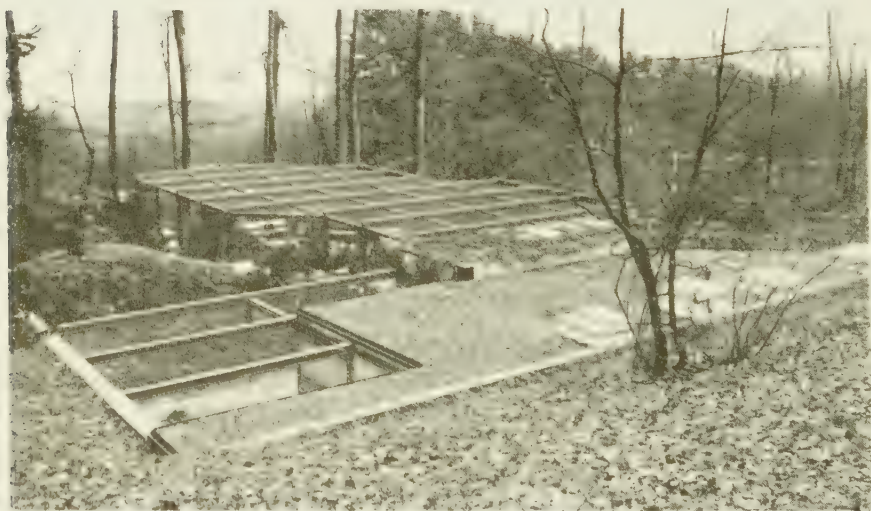
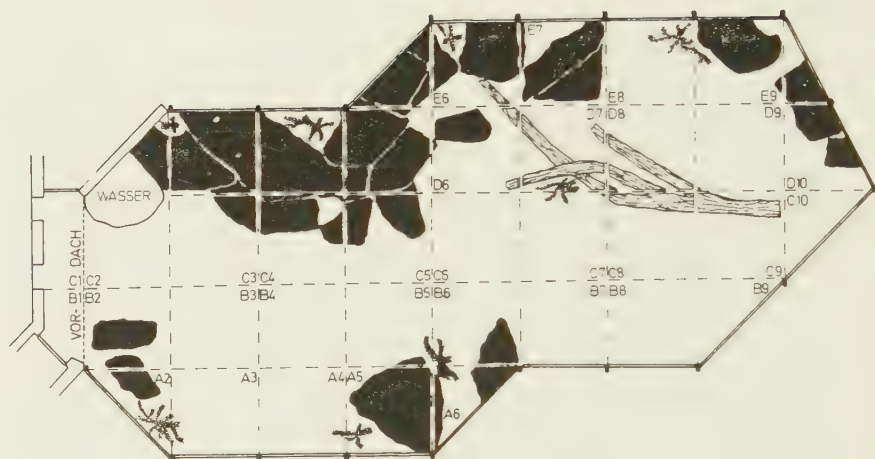


Abb. 2a: Grundriss des 136 m² grossen Aussenkäfigs der Zürcher Irbis-Anlage, mit Raumfeldeinteilung (A2 ... E10) (Seitenlänge eines Raumfelds: 2 m). Das Tierhaus schliesst an B1 / C1 an. Im Käfig: mergelig-sandiger Boden, erhöhte Felsflächen (schwarz markiert), Wasserbecken, Zwergföhren, liegender Stamm. Tiefster Punkt B8/9, höchster Pt E5, Differenz 3 m, 624 müM
Abb. 2b: Blick auf die Irbis-Anlage. Vordergrund: Tierhaus, links: Aussenkäfige (dem Zoobesucher nicht zugänglich), hinten: Schaukäfig (Grundriss: Abb. 2a).

moderne grosse, eigens für diese Tierart erstellte Anlage im Waldteil des Zoos zur Verfügung steht (Abb. 2, WEILEN-MANN 1978).

Resultate von Zoobeobachtungen an wenigen Individuen über nur kurze Zeit geben in erster Linie Anhaltspunkte über die beobachteten Tiere in der beschränkten Zeit der Untersuchung. Verallgemeinerungen sind ohne eingehende Kenntnisse des Verhaltens im Freileben und der Oekologie der Tierart mit einem grossen Unsicherheitsfaktor verbunden. Um trotzdem aussagekräftige Resultate zu erhalten, wurden auch andere Tiere unter andern Haltungsbedingungen beobachtet, insgesamt 24 verschiedene Individuen (das sind mehr als 10% aller Individuen in Zoologischen Gärten, BLOMQUIST 1978a)(Tab. 1).

Während der Verhaltensbeobachtungen im Zürcher Zoo wurde ein Tonbandgerät UHER REPORT STEREO 4200 mit einem Mikrophon SENNHEISER MD 421 N verwendet, (1) als "elektronisches Notizbuch" bei den Verhaltensprotokollen, die anschliessend mit Schreibmaschine in Kurzform abgeschrieben wurden (Aufnahmegeschwindigkeit: 4.75 cm/s) und (2) als Aufnahmegerät von Irbis-Lauten (Aufnahmegeschwindigkeit: 19 cm/s). Die originalen Tonbandabschnitte mit Irbis-Lauten wurden herausgeschnitten und für weitere Untersuchungen (RIEGER & PETERS, im Druck) gesammelt.

Die Protokollierungsmethoden waren "one-zero-sampling" (ALTMANN 1974). Dazu wurden 15-Sekunden-Intervalle verwendet. Zu Beginn jedes Intervall wurde notiert, welches Tier in welchem Raumfeld (Abb. 2a) welches Verhaltensselement zeigte. Jedes neu auftretende Verhaltensselement innerhalb des laufenden Intervalls wurde protokolliert. Eine Beobachtungssequenz dauerte 15 min. Zweimal pro Stunde nahm ich die Protokolle auf diese Weise auf. Dazwischen arbeitete ich "ad libitum". Wenn nachfolgend von der Häufigkeit eines Verhaltensselements gesprochen wird, dann

handelt es sich dabei um eine relative Häufigkeit, mit der Dimension: % Intervalle einer viertelstündigen Beobachtungssequenz, in welchen das betreffende Verhaltenselement erscheint. Bei der Berechnung der relativen Häufigkeit wurde, sofern nichts erwähnt, wie folgt vorgegangen: Nur jene Protokolle wurden verwendet, in denen wenigstens das Verhalten von zwei oder mehr Irbissen festgehalten wurde. Als weitere Einschränkung wurden nur diejenigen 15-min-Beobachtungssequenzen ausgewählt, in denen wenigstens eines der Tiere wenigstens einmal ein Verhaltenselement zeigte aus der Gruppe jener Elemente, deren relative Häufigkeit berechnet werden sollte. Damit wurden nur jene Protokolle zur Auswertung ausgesucht, die zu Tageszeiten aufgenommen worden waren, während derer die äusseren Bedingungen günstig waren für das Auftreten von Verhaltenselementen aus der zu untersuchenden Gruppe. Diese Berechnungsart erlaubt den direkten Vergleich der relativen Häufigkeiten eines Verhaltenselements oder einer Gruppe von Verhaltenselementen, ausgeführt von verschiedenen Tieren in der gleichen Beobachtungssequenz.

Die Irbisse des Zürcher Zoos wurden während mehr als 300 h beobachtet, diejenigen der Zoologischen Gärten von Krefeld und Seattle während je 10 h.

Abkürzungen: Neben den im "Internationalen Einheitensystem (SI)" verwendeten Abkürzungen für Masseinheiten werden folgende weitere Abkürzungen gebraucht: mean: arithmetisches Mittel aus n Werten; SD: Standardabweichung (standard deviation); n: Anzahl Messwerte.

3. RESULTATE

3. 1. Aktivität

Aus Freilandbeobachtungen liegen widersprüchliche Angaben über die Aktivitätsmaxima von Irbissen vor. ELLIOT (1883), WARD (1924), ANONYMUS (1935) und SCHALLER (1971) beschreiben sie als nachtaktiv, STROGANOV (1969) als dämmerungs-, z. T. auch tagaktiv. Möglicherweise deuten sich hier geographische Unterschiede in der Hauptaktivität an: Irbisse im südlichen Teil ihres Verbreitungsgebiets wären dann stärker nachtaktiv als ihre Artgenossen im nördlichen Teil des Areals. KRUMBIEGEL (1937), HEMMER (1968), SCOTT (1968) und FREEMAN (1975) liefern Hinweise für eine crepuskulare Aktivität in Zoologischen Gärten. Um während der Beobachtungsperioden möglichst reichhaltige Protokolle aufnehmen zu können, wurde in den ersten Monaten der Untersuchung die Aktivitätszeit der Zürcher Irbisse bestimmt. Als Parameter für die Aktivität wurde der Reziprokwert der relativen Häufigkeit des Verhaltenselements Liegen verwendet. Es wurde damit bewusst eine Ungenauigkeit in Kauf genommen, denn ein liegendes Tier konnte immer noch eine gewisse Aktivität aufweisen, z. B. während der Körperpflege. Umgekehrt konnte ein nicht-liegendes Tier wenig aktiv sein, z. B. während des Sitzens, während es Objekte ausserhalb des Käfigs anschaute, oder während es felleckte. Solche Situationen können sich gegenseitig kompensieren, so dass der Reziprokwert der relativen Häufigkeit von Liegen als gute Annäherung für die Aktivität verwendet werden darf.

Abb. 3 zeigt deutlich zwei Aktivitätsphasen, die in die Morgen- und Abenddämmerung fallen. Damit decken sich die hier dargestellten Resultate mit denen von KRUMBIEGEL (1937), HEMMER (1968), SCOTT (1968) und FREEMAN (1975).

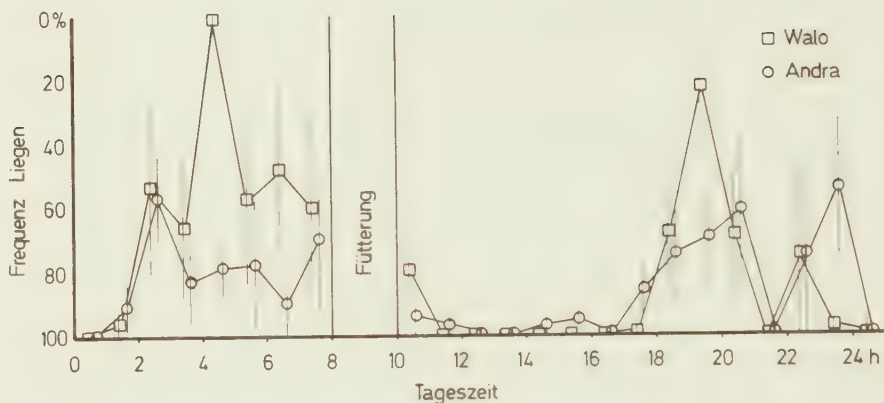


Abb. 3: Aktivität (gemessen als Reziprokwert der relativen Häufigkeit von Liegen) von Männchen WALO und Weibchen ANDRA im Sommer 1976. Jeder Kurvenpunkt ist ein Mittelwert aus 4 Einzelmessungen (2 pro h, an 2 verschiedenen Tagen). Vertikale Linien: Standardabweichung.

FREEMAN (1975) fand bei ihrem Weibchen ALEXANDRA eine höhere Aktivität als beim Männchen NICHOLAS. Bei den Zürchern Tieren WALO und ANDRA waren die Verhältnisse umgekehrt, das Männchen zeigte eine etwas grössere Aktivität als das Weibchen, doch liessen sich die Unterschiede nicht statistisch sichern (t-Test, $t = .173$, $FG = 42$).

Für die regelmässigen Verhaltensbeobachtungen wurden die Beobachtungsstunden vor allem in die Abenddämmerung gelegt, denn die Morgenaktivität fiel an 5 von 7 Wochentagen mit der Fütterung zusammen. Zudem war anschliessend an die Fütterung ein Wärter mit der Reinigung der Innenkäfige beschäftigt. Seine Anwesenheit lenkte die Aufmerksamkeit der Tiere, besonders des Männchens, auf die Vorgänge hinter den geschlossenen Schiebern.

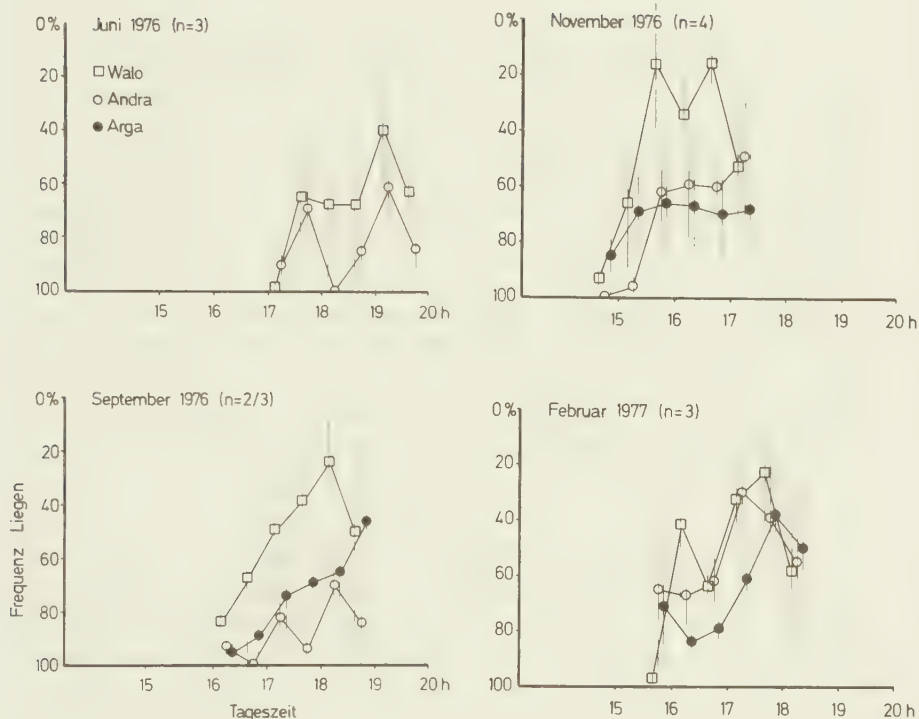


Abb. 4: Verschiebung der Abendaktivität (gemessen anhand der relativen Häufigkeit von Liegen) von Männchen WALO, Weibchen ANDRA und Weibchen ARGÄ im Lauf eines Jahres. Die Kurvenpunkte sind Mittelwerte aus n verschiedenen Tageswerten. Vertikale Linien: Standardabweichung.

Entsprechend der Erwartung verschob sich die Abendaktivität im Lauf des Jahres parallel zur Dämmerung (Abb. 4). Das Aktivitätsmaximum war im Frühsommer nach 1900 h. Es verlagerte sich im Frühwinter in die Zeit um 1600 h und 1700 h. Die Frühsommer-Aktivitätskurven wiesen deutlichere Maxima auf als die Frühwinter-Kurven, d. h. die drei Tiere waren im November 1976 abends während mehrerer Stunden immer etwas in Bewegung.

Eine weitere Eigenschaft der Irbis-Aktivität, die auch an den übrigen, nicht für Abb. 4 verwendeten Beobachtungstagen auffiel, war die Voraktivität besonders der Weibchen. Diese Voraktivität zeigte sich in den Kurven in Abb. 4 als Nebenmaximum, das von der Hauptaktivität durch eine Ruheperiode getrennt war (z. B. ANDRA: Juni 1976, September 1976, WALO: November 1976, alle drei Tiere: Februar 1977). Die Voraktivität dürfte dadurch zustande kommen, dass sowohl die Zürcher Irbisse als auch diejenigen im Assiniboine Park Zoo, Winnipeg, Canada (SCOTT 1968) dazu neigten, nicht gleichzeitig aktiv zu sein. In beiden Zoologischen Gärten fiel auf, dass die Weibchen ihre Aktivität einschränkten, wenn ihre männlichen Artgenossen aktiv wurden.

Das ganze Jahr hindurch konnte WALO länger als 15 min aktiv sein, d. h. es gab Beobachtungsviertelstunden, in denen sein Aktivitätswert 100 % erreichte. Dies traf nicht zu für die Weibchen. In den Monaten Juni, September und November 1976 waren sie, mit einer einzigen Ausnahme im November, während keiner Beobachtungsviertelstunde dauernd aktiv. In jeder dieser Beobachtungssequenzen lagen sie wenigstens einmal. Dies änderte sich im Februar 1977, als auch für die Weibchen mehrere Viertelstunden mit ununterbrochener Aktivität nachgewiesen werden konnten (beide Weibchen waren im Februar 1977 oestrisch, Tab. 17).

Klimatische Faktoren, besonders die Lufttemperatur, scheinen einen bedeutenden Einfluss auf das Verhalten der ans Hochgebirge adaptierten Irbisse zu haben. Jedenfalls wird in Tiergärtnerkreisen gesagt, diese Tiere würden unter zu hohen Lufttemperaturen Anzeichen eines Hitzestresses zeigen und verschiedene vorbeugende Massnahmen wie Anbieten von Schatten, kühlen Tierhäusern oder Befeuchten der Käfige werden empfohlen (KRUMBIEGEL 1937, ANDERSEN 1957, CRANDALL 1964, JUNCYS 1964, FRUEH 1968, MARMA & YUNCHIS 1968, KOIVISTO et al. 1977). Andererseits stellten CALVIN (1969) und JONES (1973)

keine Anzeichen von Unbehagen bei hohen Lufttemperaturen fest.

Bei Lufttemperaturen über 20°C ist die Aktivität geringer und setzt später am Abend ein. Während der Ruhephase liegen die Irbisse oft auf dem Rücken. Sie geben damit über ihre Ventralseite Körperwärme an die Umgebung ab (vgl. auch HEMMER 1968, 1972). An kalten Tagen ist das Gegenteil zu beobachten, die Irbisse sind aktiver (früher und länger), während der Ruhephase liegen sie seitlich eingerollt und legen zudem ihren langen, dicht behaarten Schwanz eng an den Körper. Gelegentlich liegen mehrere Tiere in Körperkontakt beieinander.

Der Beginn der Abendaktivität kündigt sich durch verschiedene Verhaltensänderungen an. Gegen Ende der Ruhephase werden die eigentlichen Liegeperioden immer kürzer. Die Irbisse erheben sich, um an der gleichen oder einer nur wenig entfernten Stelle erneut sich niederzulassen. Sie gähnen, belecken sich oder benagen die Föhre, unter der sie eben liegen. Die ersten Tätigkeiten der Abendaktivitätsphase können regelmässig wieder festgestellt werden. Meist folgen dem Aufstehen Verhaltensweisen des Sich-Streckens. Steht der Irbis dabei auf einer mehr oder weniger horizontalen Fläche, so zeigt er die Verhaltenselemente Buckeln, Vorstrecken, Rumpfstrecken oder Hinterbeinstrecken. Sehr häufig ist das Element Tiefstrecken. Irbisse bevorzugen erhöhte Flächen zum Liegen (siehe 3. 2. 1.). Nach dem Aufstehen sind sie dann gezwungen herabzusteigen. Während des Abstiegs halten sie häufig inne und strecken sich. Sie trinken meist lange, bis zu 1.5 min, und sie defäkieren in den meisten Fällen bald nach dem Aufstehen. Das Männchen kontrolliert in den ersten Minuten der Abendaktivitätsphase die verschiedenen Markierungsstellen und erneuert sie (RIEGER 1978b). Auch die Weibchen urinieren, doch ihr Verhalten hat mehr Ausscheidungs- als Markier-Charakter (siehe 3. 3.).

3. 2. Gehegebenützung

Um feststellen zu können, wie die Irbisse den Käfig benützen und welche Abschnitte sie bevorzugen, wurde er in 39 Raumfelder eingeteilt. Die Raumfeldbegrenzung stimmt mit den Decken- und Seitengitter-Trägern des Käfigs überein, so dass während des Protokollierens mit einem Blick zu den Decken- oder Seitengittern sofort das Raumfeld bezeichnet werden konnte, in welchem sich das Tier aufhielt (Abb. 2). Nach starken Regenfällen war zudem das Raumfeldmuster auf dem Käfigboden sichtbar, denn die Wassertropfen, die von den Deckengitter-Trägern herunterfielen, wuschen den feinen Mergel weg und liessen unter den Trägern nur noch Kies zurück.

Für einen ersten Ueberblick über die Art, wie die Irbisse ihren Käfig benützten, wurden die relativen Häufigkeiten berechnet, mit denen sie sich in den einzelnen Raumfeldern aufhielten. Dabei wurde unterschieden zwischen Aktivität (nicht liegen) und Ruhe (liegen). Es wurden die Protokolle aus jenen Monaten verwendet, die auch die Werte für die Aktivitätskurven (Abb. 3, 4) lieferten.

3. 2. 1. Ruhephase

Abb. 5 zeigt die Häufigkeiten, mit denen die liegenden Irbisse in den einzelnen Raumfeldern beobachtet wurden. Alle drei adulten Tiere suchten zum Ruhen jene Raumfelder aus, die gegenüber benachbarten Käfigabschnitten erhöht waren, das sind die Raumfelder A4, D3 bis D5, E5 bis E9. Weibchen DOBRA war das einzige Tier, das mehrere Minuten auf dem Baum sitzen oder liegen konnte. Unter extremen Witterungsbedingungen, d. h. bei hohen oder tiefen Temperaturen oder bei Regen, lagen die Tiere auch gern im Innenkäfig. Im Winter suchten sie im allgemeinen schneefreie Stelle zum Ruhen auf. Neben der

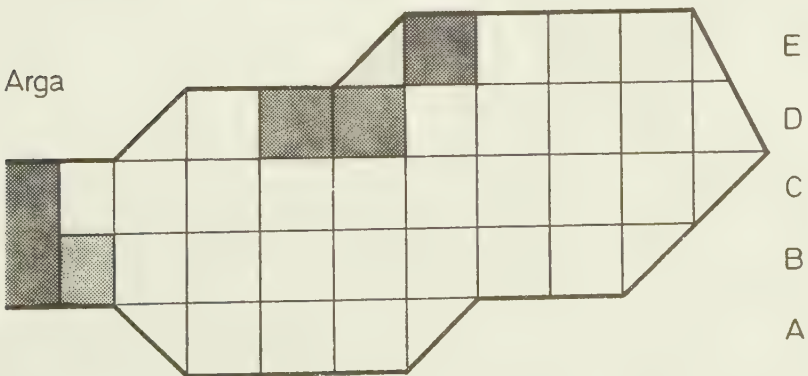
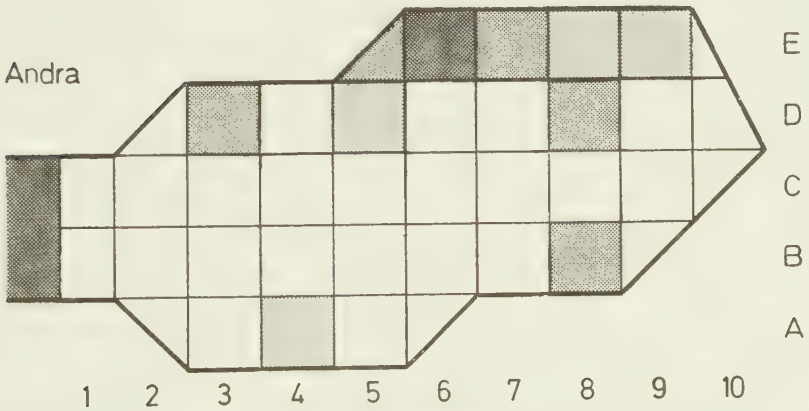
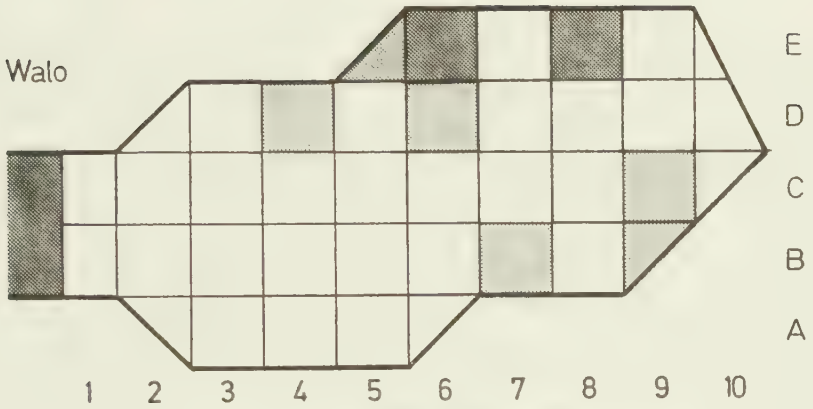


Abb. 5: Relative Aufenthaltsdauer von WALO, ANDRA und ARGA während des Ruhens im grossen Aussenkäfig. 4 Graustufen entsprechen mit zunehmender Schwärzung: bis 2.0%, 2.1 bis 5.0%, 5.1 bis 10.0%, mehr als 10.0%.

Eigenart, auf erhöhten Flächen zu liegen, ruhten oder schliefen die Irbisse auch häufig im Schutz grosser Steine, Sträucher oder Bäume. Die Raumfelder B1, B7 bis B9, C9 und D9 boten solchen Schutz. Die Tiere lagen nie in den offenen Raumfeldern B2 bis B6 und C2 bis C6.

Der grosse Aussenkäfig der Zürcher Irbis-Anlage steigt von den zuschauernahen (A- und B-Raumfelder) zu den zuschauerfernen (D- und E-Raumfelder) an (WEILENMANN 1978). Somit ist das durch die Fluchttendenz (HEDIGER 1934) verursachte Bestreben der Zootiere, sich möglichst vom Menschen zu entfernen, der typischen Irbis-Eigenschaft, auf erhöhten Stellen zu liegen, angepasst. Ein zum Ruhen optimales Raumfeld war E6. Alle Tiere suchten es regelmässig auf, denn E6 war etwas erhöht, es bot Deckung hinter einer Zwergföhre und es war vergleichsweise weit entfernt vom Zuschauerweg. Alle Tiere schliefen auch in diesem Raumfeld.

Weil nur die Daten aus den Abendaktivitätsphasen verwendet wurden, geht aus Abb. 5 nicht hervor, dass die Irbisse im Lauf von 24 h verschiedene Käfigabschnitte zum Ruhen und Schlafen aufsuchten. In der ersten Nachthälfte lagen sie oft in den dem Zuschauerweg benachbarten Raumfeldern. In der zweiten Nachthälfte waren sie häufiger im Käfighintergrund.

3. 2. 2. Aktivität

Abb. 6 zeigt die Häufigkeiten, mit denen die nicht-liegenden Irbisse in den einzelnen Raumfeldern beobachtet wurden. Zwei Regionen können als eigentliche Lauf-Zonen erkannt werden: die Raumfelder im Käfighintergrund (E7 bis E9) und die Reihe von B7 zu B9 und C10. Eine etwas geringere Aktivität fand in den Raumfeldern hinter dem liegenden Stamm, D7 bis D9, statt.

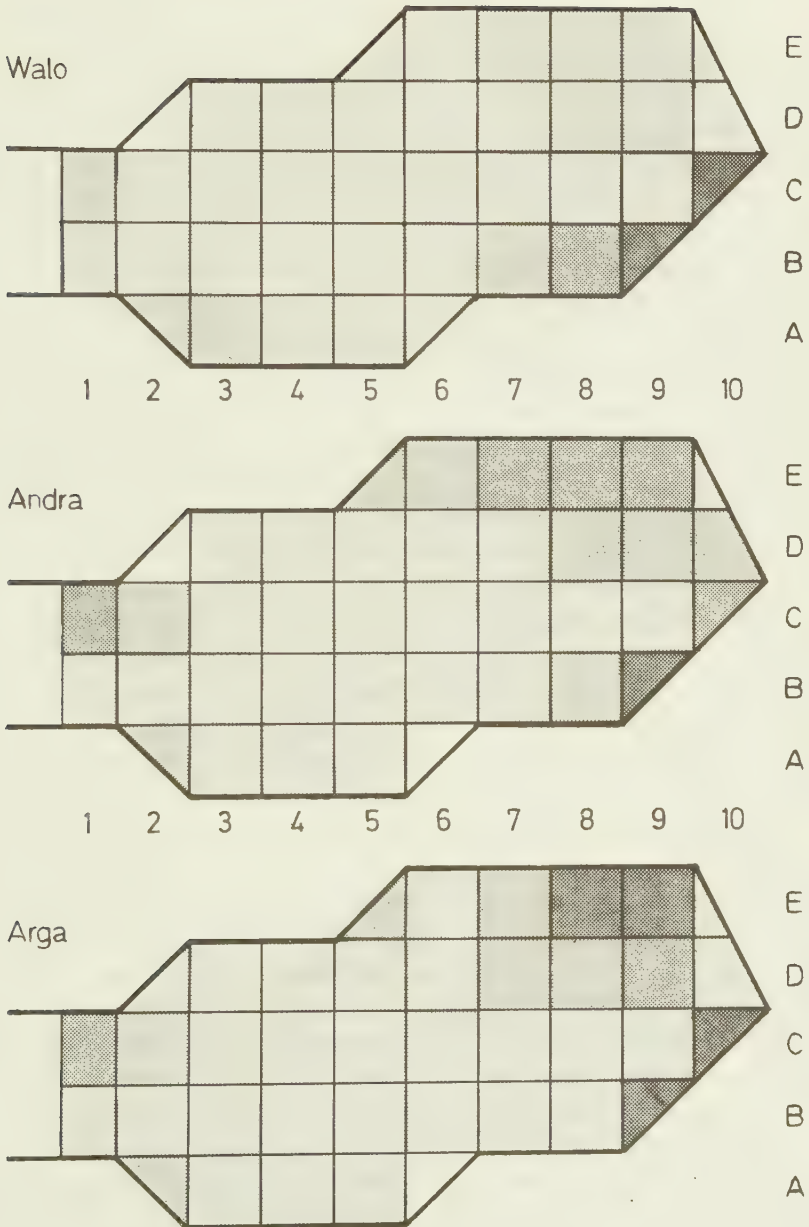


Abb. 6: Relative Aufenthaltsdauer von WALO, ANDRA und ARGA während der Aktivität im grossen Aussenkäfig. 4 Graustufen entsprechen mit zunehmender Schwärzung: bis 2.0%, 2.1 bis 5.0%, 5.1 bis 10.0%, mehr als 10.0%.

Die übrigen, nicht geschützten und nicht erhöhten Käfigabschnitte wurden als Durchgangsraumfelder verwendet. Dies sollte jedoch nicht dazu führen, dass künftige Anlagen keine solchen offenen Abschnitte mehr enthalten. Denn die Irbisse spielen, markieren und paaren sich auf diesen offenen Flächen.

Die individuellen Unterschiede in der Käfigbenützung war bei den aktiven Tieren noch ausgeprägter als bei den ruhenden. Männchen WALO und Weibchen ARGa zeigten zwei Extrema. WALO lief besonders häufig im Käfigvordergrund (B7 bis B9 und C10) und nur selten im Käfighintergrund (E7 bis E9). ARGa war wohl häufig in B9 und C10, sie lief aber auch oft in E7 bis E9. ANDRA verhielt sich weniger extrem, sie war in beiden Lauf-Zonen etwa gleich häufig. Eine mögliche Deutung dieser räumlichen Verteilung ist in der zeitweiligen Unverträglichkeit zwischen WALO und ARGa zu suchen (siehe 3. 7. 1. 4.). Das Weibchen lief meist in den Vordergrundraumfeldern, wenn das Männchen nicht aktiv war oder sich nicht in diesen Raumfeldern aufhielt. Waren beide Tiere aktiv, und WALO belegte dabei die vordere Lauf-Zone (B7 bis B9 und C10), dann zog sich ARGa in die E-Reihe zurück.

Der Beobachter beeinflusst bis zu einem gewissen Grad die Aktivität der Irbisse. War nur ein Tier aktiv, dann konnte es geschehen, dass es in den Raumfeldern, die dem Standort der Beobachters am nächsten waren, hin und her lief. Dies konnte bei allen Zürcher Irbissen festgestellt werden, besonders deutlich zeigten es DOBRA und WALO. War ein Tier allein aktiv und hielt es sich in der Nähe des Beobachters auf, dann reagierte es oft mit Schwanzspitzenzucken (3. 7. 1. 6.), wenn während des Protokollierens sein Rufname, den auch das Zoopersonal und einige regelmässig erscheinende Zoobesucher verwendeten, ins Mikrofon gesprochen wurde. Diese Beobachtungen lassen vermuten, dass Irbisse ihren eigenen Rufnamen kennenlernen (HEDIGER 1976).

3. 3. Markieren

Es ist hier nicht die Stelle, auf die vielen Literaturangaben über Markierungsverhalten bei Feliden einzugehen, der Hinweis auf die Arbeit von VERBERNE & LEYHAUSEN (1976) genügt. Irbisse geben wie andere Katzenarten Urin auf zwei verschiedene Arten ab, (1) mit "Hinterpfotenauswischen" (LEYHAUSEN 1956), hier kurz "Wischen" genannt, und (2) mit Spritzharnen. SCHALLER (1977), WEMMER & SCOW (1977), JACKSON (1977) und RIEGER (1978b) beschrieben das Irbis-Markierverhalten.

Ein wischender Irbis beugt Knie- und Hüftgelenke und bewegt die Hinterpfoten alternierend von vorn nach hinten über den Boden. Die Wischbewegungen der Weibchen sind im allgemeinen kleiner (etwa 10 cm) als diejenigen der Männchen (bis 50 cm). Bei den Weibchen hat das Wischverhalten eine deutliche Kratzkomponente, denn der ganze Fuss liegt dem Boden auf und die Zehen sind angespannt. Zudem bewegen sie ihre Hinterpfoten nicht jedes Mal alternierend, sondern gelegentlich auch mehrmals eine Pfote, dann mehrmals die andere Pfote. Je nach der Situation, in der ein Männchen wischt, berühren nur die Zehen, der distale Teil oder der ganze Fuss den Boden. Nach einigen Wischbewegungen spritzt das Männchen mehrmals Urin gegen den kleinen Hügel von Bodenmaterial, der durch die Hinterfussbewegungen aufgehäuft wurde. Weibchen urinieren länger als Männchen (RIEGER 1978b). Die alternierenden Hinterfussbewegungen beim Wischen werden nur an dazu geeigneten Stellen ausgeführt, d. h. an Stellen mit horizontalem, mergelig-sandigem Boden. Auf unebenen Steinplatten werden die Wischbewegungen weniger lang, nicht-alternierend oder gar nicht ausgeführt.

Ein spritzharnender Irbis dreht die Analregion gegen die Markierungsstelle und richtet seinen Schwanz senkrecht nach oben (Abb. 7b). Beim Männchen fällt der distale Viertel des Schwanzes nach vorn, beim Weibchen ist der Schwanz nur

etwa zur Hälfte aufgerichtet, der distale Teil ist über dem Rücken des Tieres nach vorn gebeugt. Bei hochgelegenen Markierungsstellen streckt der Irbis die Hinterbeine durch, zuweilen steht er nur noch auf einem Hinterbein, und knickt gleichzeitig in den Vorderbeinen ein. Damit erreicht er, dass seine Körperachse nach hinten oben zeigt, was ihm ermöglicht, auch hochgelegene Stellen mit dem Harnstrahl zu treffen. Bei einer flächigen Markierungsstelle ist der Harnstrahl zusammenhängend, bei einer kleinen Markierungsstelle, z. B. einem Zwergföhrenast, gibt der Irbis mehrere kurze Spritzer nach verschiedenen Richtungen ab. Damit wird die Trefferwahrscheinlichkeit erhöht. Während der Harnabgabe bewegt das Tier seinen aufgerichteten Schwanz hin und her. Diese Schwanzbewegungen sind beim Männchen klein, beim Weibchen wird die distale Schwanzhälfte bis zu 15 cm hin und her bewegt.

Die Orientierung des Harnstrahls ist bei den Weibchen weniger genau als bei den Männchen. Dies ist zum einem anatomisch begründet, der Penis erlaubt den Männchen ein genaueres Zielen bei der Harnabgabe. Zum andern sind im Gesamtverhalten auffallende Unterschiede im Spritzharnen der beiden Geschlechter vorhanden. Die Männchen reiben vor dem Markieren ihre Wangen an der Markierungsstelle und drehen sich anschliessend um 180 Grad, um die Markierungsstelle mit Harn zu bespritzen. Weibchen reiben ebenfalls ihre Wangen an den Markierungsstellen. Die 180-Grad-Wendung führen sie dagegen nicht immer durch. So konnte beobachtet werden, wie sie ihre Wangen rieben und gleichzeitig spritzharneten. Nichts desto trotz können sie aber auch sehr genau auf die Markierungsstelle spritzharnen. Da einige Stellen hoch lagen, mussten die Weibchen, die etwas kleiner sind als die Männchen (Tab. 19), besondere Anstrengungen während des Spritzharnens unternehmen. Es wurde mehrmals beobachtet, wie das Weibchen in München im Handstand freistehend eine hochgelegene Markierungsstelle bespritzte.



Abb. 7: a: An der am häufigsten benützten Spritzharnstelle über dem Verbindungsschieber Tierhaus-Aussenkäfig zeigen die Irbisse das Markierungszeremoniell, bei dem sie abwechselnd an der Stelle schnuppern, wangenreiben und flehmen. b: Im Anschluss an das Markierungszeremoniell spritzharnet das Männchen regelmässig, die Weibchen nur selten (v. a. vor der Oestren).

Dem Spritzharnen geht ein Verhaltenskomplex voraus, den ich als Markierungszeremoniell bezeichnete (RIEGER 1972b). Während des Markierungszeremoniells, das sehr ausführlich an den beiden Spritzharnstellen über den Schiebern zu den Innenkäfigen ausgeführt wird, schnuppert der Irbis an den Harnspuren, danach macht er einige Wisch-Bewegungen und mit den Vorderpfoten reibt er von oben nach unten über den Schieber oder die Betonmauer. Zum Schluss reibt er seine Wange(n) an der Markierungsstelle (Abb. 7a). Unmittelbar darauf wendet er sich um 180 Grad und spritzharnet an den Türbogen. An allen

Spritzharnstellen werden wenigstens Teile diese Markierungszereemoniells ausgeführt, bevor die Stelle markiert wird. Von den vier Verhaltenselementen des Markierungszereemoniells werden Markierungsschnuppern und Wangenreiben am häufigsten gezeigt, Wischen etwas seltener und Pfotenreiben nur an Spritzharnstellen über den Schiebern. Nur äusserst selten spritzharnt ein Irbis, ohne dass er eines dieser vier Elemente ausgeführt hätte. Beide Geschlechter zeigen das Markierungszereemoniell, die Weibchen beenden es jedoch nur selten mit Spritzharnen.

Die relativen Häufigkeiten des Spritzharnen von Männchen WALO und des Wischens aller Tiere im Lauf der Beobachtungszeit sind in Abb. 8 dargestellt. Mehrere Eigenschaften des Markierens sind aus dieser Abbildung ersichtlich: (1) Im gleichen Zeitabschnitt spritzharnte Männchen WALO gleich häufig wie es wischte. (2) Zwischen den Wisch-Häufigkeiten der Weibchen war kein Unterschied festzustellen. (3) Die Weibchen wischten deutlich seltener als das Männchen.

Die entsprechenden, nur kurzen Beobachtungen an den Tieren im Woodland Park Zoological Gardens, Seattle, und im Krefelder Zoo deuteten in die gleiche Richtung (Tab. 16). Keines der vier Weibchen spritzharnte in der kurzen Beobachtungszeit. In der Markierhäufigkeit der Männchen zeigten sich deutliche individuelle Unterschiede. Männchen NICHOLAS markierte praktisch nicht (es war allgemein wenig aktiv in den drei Beobachtungstagen), die Männchen RIMSKY und WHISKY hatten eine etwa vergleichbare Markiertätigkeit, nur war beim einen der Wisch-Anteil, beim andern der Spritzharn-Anteil grösser. Dies dürfte mitbeeinflusst worden sein von der Käfiggestaltung. Die Käfige in Seattle haben einen Beton- und Stein-Boden, auf denen Irbisse nicht gern wischen. In Krefeld sind die Käfigböden mit einer dicken Sandschicht überdeckt, die zum Wischen ideal ist.

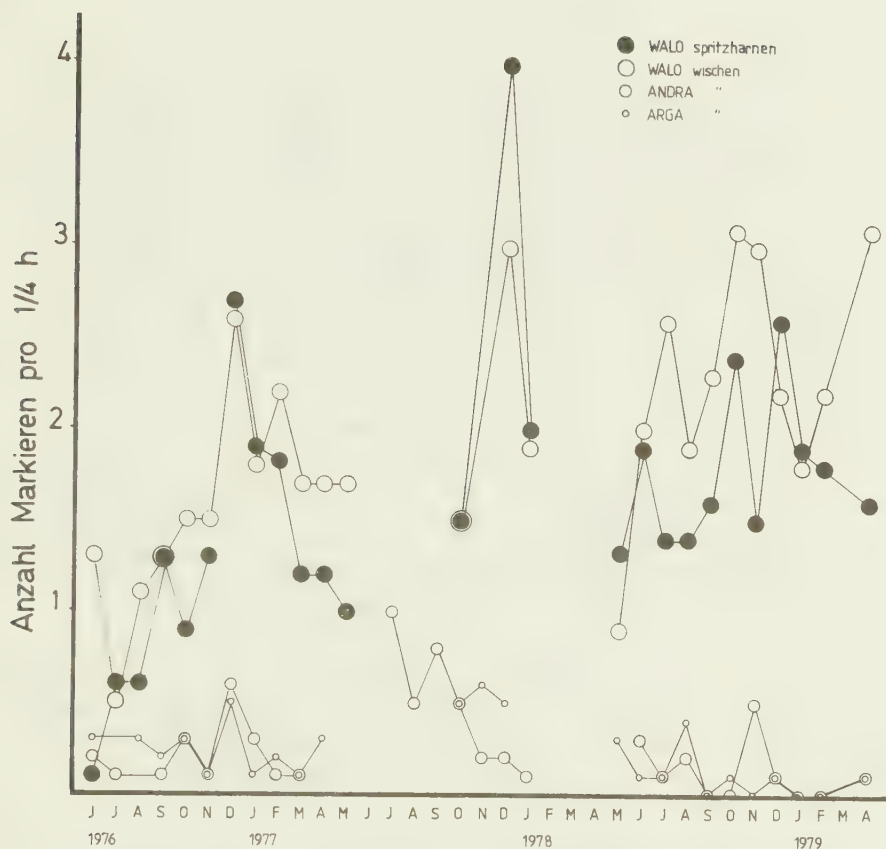


Abb. 8: Frequenzen (n pro $\frac{1}{4}$ h) von Markierungsverhalten von Männchen WALO, Weibchen ANDRA und Weibchen ARGÄ im Lauf der 3-jährigen Beobachtungszeit.

Die Frequenzmaxima von Spritzharnen und Wischen von WALO und die Wisch-Frequenzmaxima der Weibchen fielen in die Zeit unmittelbar vor der Paarungsperiode, in die Monate Januar bis März. Auch das seltene Spritzharnen der Weibchen konnte vor allem in dieser Vor-Oestrus-Phase festgestellt werden. Eine gesteigerte Markier-Aktivität vor der Paarungszeit ist auch von andern Feliden bekannt (LEYHAUSEN 1973, KLEIMAN 1974, PETERSEN 1977).

3. 3. 1. Wischen

Die saisonalen Unterschiede in der Spritzharn- und Wisch-Frequenz (Abb. 8) sind Ursache dafür, dass in Abb. 9 bei der räumlichen Verteilung dieser beiden Verhaltenselemente unterschieden wurde zwischen Vor-Oestrus-Phase und übriger Zeit. Abb. 9 erlaubt folgende Feststellungen: (1) WALO wischte im ganzen Käfig, ausgenommen einige Raumbfelder im Käfighintergrund, welche als Liegestellen benützt wurden (Abb. 5) und eine raue Felsoberfläche hatten, die Raumbfelder B9 und C10, in denen er sehr häufig lief (Abb. 6) und die Felder C5, C6, D5 und D6. (2) Die Weibchen wischten in einigen wenigen Raumbfeldern. Sie überdeckten nicht das gesamte Gehege mit ihrem Harn. (3) Das Benützungsmuster der Raumbfelder mit den höchsten Wisch-Frequenzen war im Lauf der Zeit nicht konstant, immer wieder andere Käfigpartien wurden bevorzugt aufgesucht zum Markieren.

Das Krefelder Irbis-Männchen zeigte, dass es neben dem nicht ortsgebundenen Wischen auch sehr streng ortsgebundenes Wischen geben konnte. Unter einer Spritzharn-Stelle, die sich an einem horizontalen Ast etwa 1 m über dem Boden befand, baute sich WHISKY einen Wisch-"Krater". Dieser Krater hatte einen Durchmesser von etwa 1.5 m, seine Ränder waren etwa 30 cm hoch. Soweit ich es beurteilen konnte, baute WHISKY an diesem Krater, nachdem er die Spritzharnstelle markiert hatte, er wischte anschliessend an das Spritzharnen. Durch die enge zeitliche Korrelation Spritzharnen - Wischen blieb die Wischstelle immer die gleiche, doch die Körperachsenorientierung war variabel. Auf diese Weise entstand offenbar der Wisch-Krater. Vor der Paarungszeit wurde auch beobachtet, wie das Männchen dem Kraterrand entlang eilte und gleichzeitig das Spiel-Verhaltenselement Hochsprung (3. 7. 1. 3.) ausführte, während das Weibchen VIIVI im Krater sass (ENCKE, pers. Mitt., SCHNEIDERMAN, pers. Mitt.).

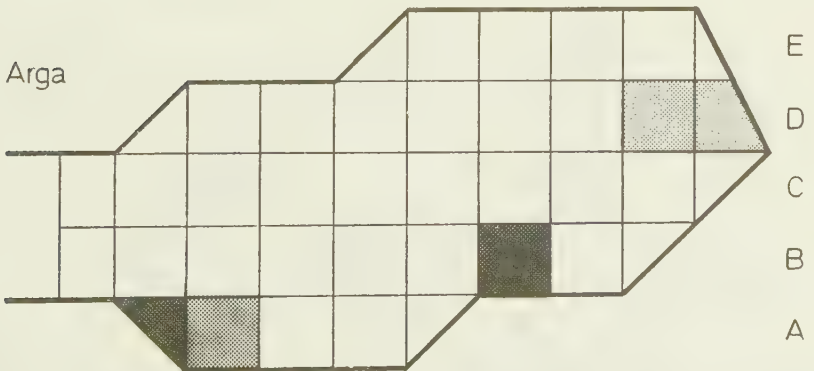
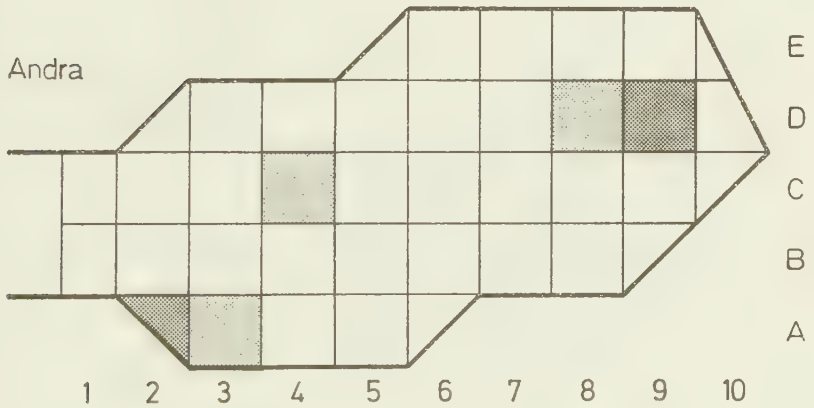
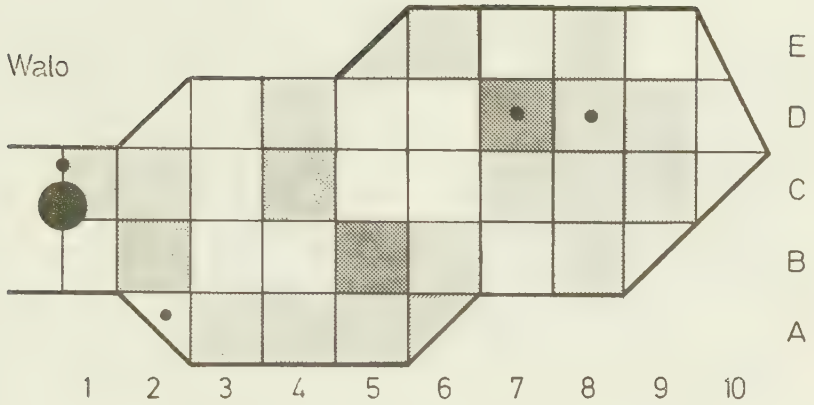


Abb. 9: Markieren. Verteilung des Wischens (Grau-Raster) und des Spritzharnens (Kreise) von WALO, ANDRA und ARGÄ. Wischen: 4 Graustufen entsprechen mit zunehmender Schwärzung: bis 5.0%, 5.1 bis 10.0%, 10.1 bis 20.0%, mehr als 20.0%.

Abb. 9a: Juni bis Oktober 1976

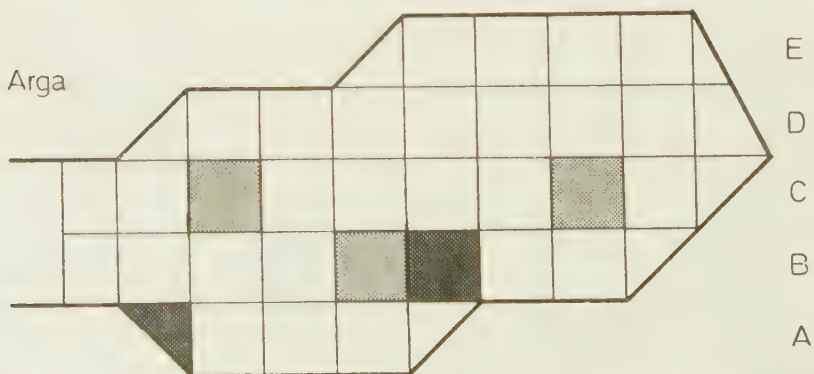
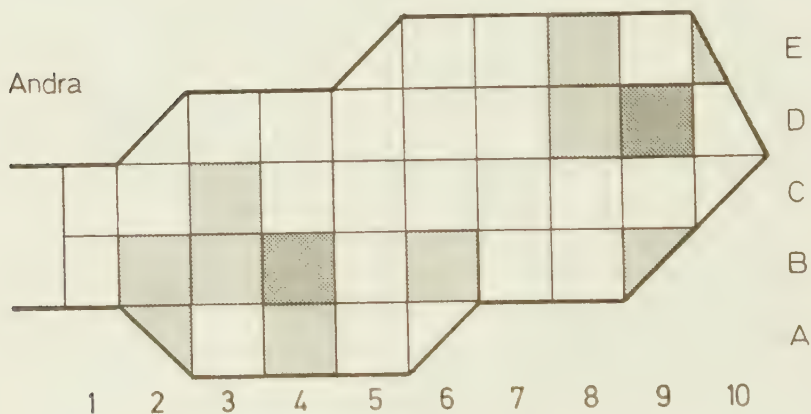
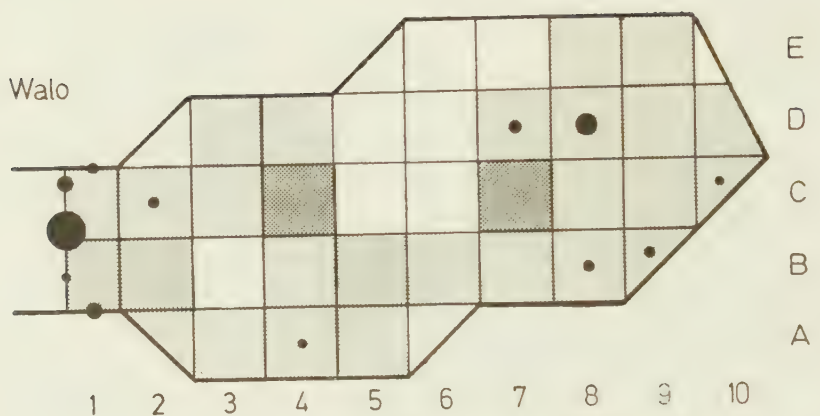


Abb. 9: Markieren. Verteilung des Wischens (Grau-Raster) und des Spritzharnens (Kreise) von WALO, ANDRA und ARGA. Spritzharnen: Kreisdurchmesser proportional zur Markier-Frequenz.
Abb. 9b: November 1976 bis Januar 1977

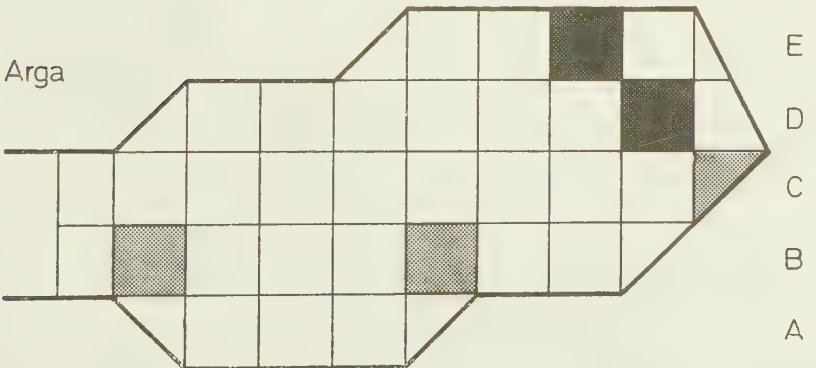
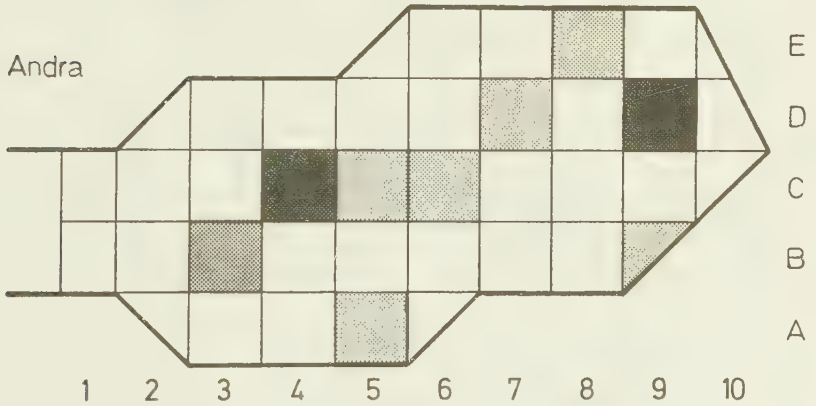
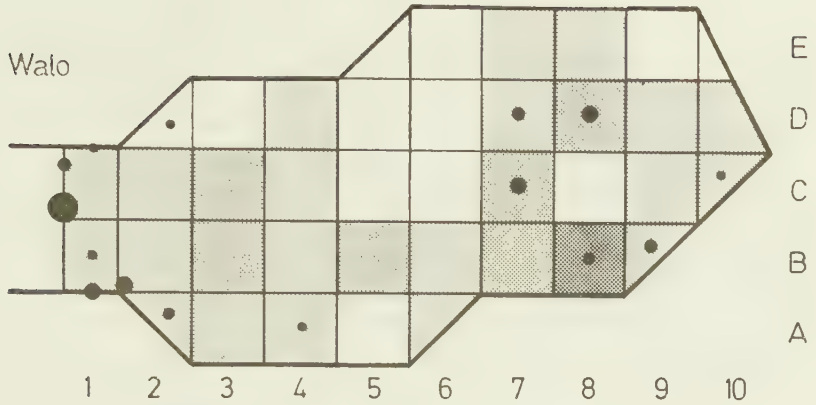


Abb. 9: Markieren. Verteilung des Wischens (Grau-Raster) und des Spritzharnens (Kreise) von WALO, ANDRA und ARGÄ.
Abb. 9c: Februar bis Oktober 1977

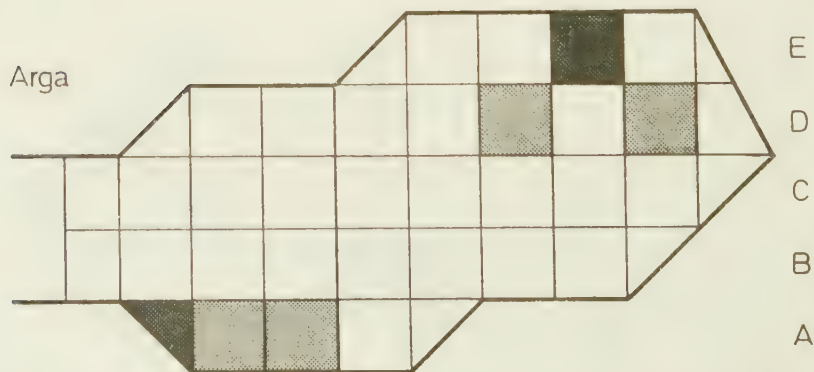
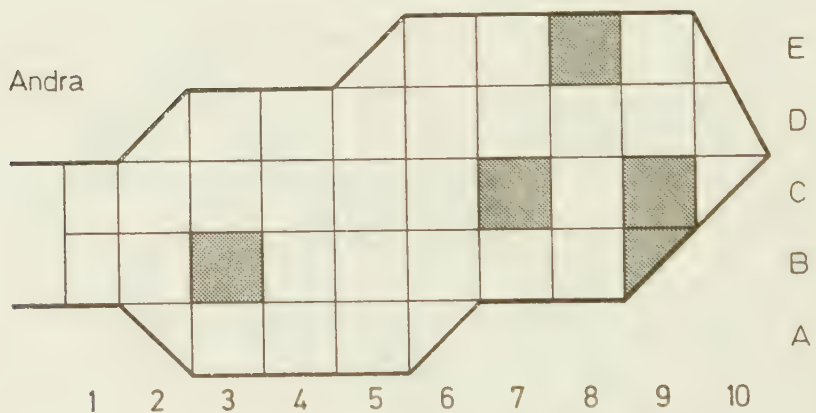
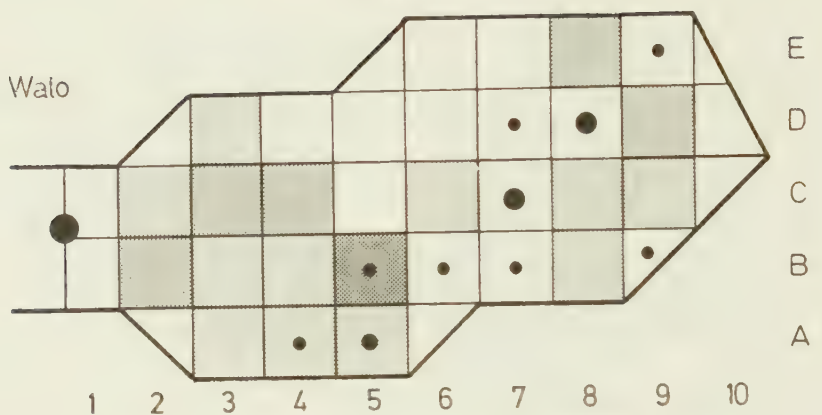


Abb. 9: Markieren. Verteilung des Wischens (Grau-Raster) und des Spritzharnens (Kreise) von WALO, ANDRA und ARGÄ.

Abb. 9d: November 1977 bis Januar 1978

Im Sommer 1977 waren die Zürcher Irbis-Weibchen mit der Aufzucht ihrer Jungen DOBRA und DALAIA beschäftigt. Ich konnte vor allem die Entwicklung der Beziehung zwischen DOBRA und ihrer Mutter ANDRA studieren. Die beiden waren bis zum 6. Oktober 1977 allein. Danach kamen sie mit dem Männchen WALO zusammen. In der Zeit zwischen Juli und September 1977, als ANDRA und DOBRA allein gehalten wurden, war die Wisch-Frequenz des Muttertiers höher als in der Zeit vorher und nachher (Abb. 8). Diese Beobachtung und solche an andern allein gehaltenen Weibchen (Basel, Krefeld) stützen die Vermutung, Weibchen würden in Abwesenheit eines Männchens häufiger markieren, d. h. die Männchen-Rolle übernehmen.

3. 3. 2. Spritzharnen

Weibchen spritzharnen selten. Die Situationen, in denen sie es tun, sind: (1) in der Vor-Oestrus-Phase und (2) während der Jungenaufzucht, in Abwesenheit des Männchens.

Abb. 9 zeigt die räumliche Verteilung des Spritzharnens von WALO. Zwei Monate bevor meine Untersuchung begann, kamen die Irbisse in die neu erbaute Anlage (WEILENMANN 1978). Abb. 9 zeigt somit noch einen Teil des in-Besitz-nehmens des grossen Aussenkäfigs durch das Männchen. Die erste, wichtige Markierungsstelle war der Türbogen eines Schiebers (S1) zu den Innenboxen. Die zweite war ein Ast des im unteren Käfigteil liegenden Stamm (D8). Am 22. September 1976 übte WALO intensives Wangenreiben (eine Komponente des Markierungszeremoniells) an der späteren Markierungsstelle D8 aus. Zwischen-durch beschnupperte er diese Stelle. Harz-Substanzen lösten dieses Wangenreiben aus, denn die Kopfseiten von WALO waren nach dem Wangenreiben dunkelbraun gefärbt und rochen nach Harz (RIEGER 1978b). Am 26. Oktober 1976 konnte ich WALO erstmals an dieser Stelle markieren sehen. Im Winter 1976/77 war sie, neben der Stelle S1, die wichtigste. Zusatz-

lich markierte WALO an weiteren, neuen Stellen (Gitter von A4, B8, B9, C10). Auch in der Tierhaus-Nähe, bei den Tier- und Personal-Eingängen zum Aussenkäfig wurde die Markiertätigkeit intensiviert. Im Sommer 1977 wurden zwei weitere Stellen neu zum Markieren benützt, nämlich die Mauerecke A2/B1 und die Föhre in C7. Im März 1977 wurden die stark mitgenommenen Föhren durch neue und grössere ersetzt, welche sofort als Markierungsstellen benützt wurden. Im folgenden Winter 1977/78 wurden nicht nur die Föhre in C7, sondern auch diejenigen in B5 und E9 markiert.

Die beiden Markierungsverhalten der Irbisse ergänzen sich. Spritzharnen ist an markante Objekte gebunden. Es ist anzunehmen, dass solche Markierungsstellen von freilebenden Tieren ebenfalls regelmässig aufgesucht, kontrolliert und erneuert werden. Das Wischen ist nur wenig ortsgebunden. Es scheint an jeder dazu geeigneten Stelle (weicher, horizontaler Boden) ausgeführt werden zu können. Die Hauptaufgabe der Spritzharn-Stellen ist vermutlich eine Kommunikation zwischen verschiedenen Individuen mit territorialer und/oder reproduktiver Information, während die Wisch-Stellen dem Tier in dem von ihm beanspruchten Geländeabschnitt eine gewisse Sicherheit verleihen (reassurance behaviour, EWER 1968).

3. 3. 3. Markier-Situationen

Die beiden Markierverhalten Spritzharnen und Wischen können in verschiedenen Situationen auftreten, von denen nachfolgend einige beschrieben werden (Tab. 2):

(1) Markieren in sozialem Zusammenhang: Beim Männchen scheint das Markierverhalten eine soziale Interaktion zu beenden, bei den Weibchen eher einzuleiten, denn die Werte "Sozialverhalten vor Wischen / Spritzharnen" sind beim Männchen grösser und bei den Weibchen kleiner als die Werte "Sozialverhalten nach Wischen / Spritzharnen". Nur beim Männchen zeichnet sich

eine Beziehung ab zwischen Markieren und agonistischem Verhalten.

(2) Markieren vor und nach Ruhen: Es wurde schon angedeutet, das Verhaltenselemente des Sich-Streckens und solche aus dem Funktionskreis Autogrooming sehr oft in Zusammenhang mit dem Aufstehen nach einer längeren Ruhephase auftraten (3. 1.). In Tab. 2 sind die Markier-Ereignisse vor und nach Liegen, Sich-Strecken und Autogrooming zusammengefasst. Es zeigt sich, dass 10 bis 20 % des Wisches der Irbisse vor und nach einer Ruhephase auftreten. Es gab Fälle, wo ein Irbis seine Ruhephase unterbrach, nur um kurz zu wischen und anschliessend sich wieder hinzulegen.

(3) Wiederholtes Markieren: WALO tendierte dazu, mehrere Male hintereinander zu markieren. Dabei wechselte er im allgemeinen ab zwischen Wischen und Spritzharnen. Die Weibchen kontrollieren olfaktorisch Markierungsstellen vor und nach dem Wischen. Besonders bei ANDRA erhielt der Beobachter den Eindruck, dass die olfaktorische Kontrolle einer Markierungsstelle, die nicht von ANDRA stammen musste, sie zum Markieren anregte.

Das Männchen markierte oft vor und nach Betreten oder Verlassen der Innenboxen. In der Nähe des Tierhauses befanden sich auch die ersten und am häufigsten frequentierten Spritzharnstellen (Abb. 9). Im übrigen tritt Krallenschärfen vor und nach Markieren auf (3. 4.), ebenso Defäkieren und "Verscharren" (3. 3. 4.). Verhaltenselemente, die unter der Bezeichnung "Solitäres Spiel" (3. 7. 1. 3.) zusammengefasst werden, gehen vereinzelt dem Markieren voraus oder folgen ihm nach. Wischen tritt auch in Uebersprungssituationen auf, wenn beispielsweise ein Irbis einen Artgenossen oder ein mögliches Beutetier belauert, aber durch äussere Umstände am Angriff gehindert wird.

Mit Werten zwischen 18 und 45 % waren diejenigen Markier-Ereignisse relativ häufig, die nicht von markanten Verhal-

tensabläufen begleitet wurden. Zu diesen gehörten Markier-Ereignisse, für die (1) keine auslösenden Ursachen festgestellt werden konnten und (2) die auslösenden Ursachen nicht im Innern der Irbis-Anlage zu suchen waren:

(1) Spontanes Markieren: Viele Markier-Akte traten spontan auf während der Aktivitätsphasen der Tiere. Es wurden mehr Markierverhaltensweisen ohne besonderes Nachfolgeverhalten festgestellt als Ereignisse, denen kein besonderes Verhalten voranging. Dies bedeutet, dass das Markieren der Männchen dazu dient, eine Verhaltenssequenz zu beenden. Bei den Weibchen, besonders bei der jüngeren ARGa, schien Markieren eher weitere Verhaltensweisen einzuleiten.

(2) Auslösende Ursachen ausserhalb des Käfigs: Ereignisse ausserhalb des Käfigs lösten zuweilen Markieren aus, z. B. Personen, die sich ausserhalb der Besucherzone, d. h. dem Weg, aufhielten; der Nachtwächter mit seinem Schäferhund (im Zürcher Zoo ist das Mitnehmen von Hunden verboten); bestimmte Wärter; frei laufende Zootiere, z. B. Pfau, Enten, Perlhühner. In all diesen Situationen waren die Irbisse erregt, dies zeigte sich am Auftreten des Verhaltenselements Schwanzspitzenzucken (3. 7. 1. 6., Tab. 25), entweder weil sie verunsichert oder durch die Käfiggitter am Beutefang verhindert waren. Das Markierverhalten kann in diesen Fällen als Uebersprungsverhalten bezeichnet werden.

3. 3. 4. Verhalten gegenüber Geruchsreizen

Irbisse reagieren mit den Verhaltenselementen Schnuppern und Lecken, Wangenreiben, Rollen, Flehmen und "Verscharren" auf Geruchsreize, die ich in folgende vier Gruppen einteile: (1) artfremde Gerüche, (2) Wischstellen, (3) Spritzharnstellen und (4) artspezifischer Kot (Tab. 3).

Das Verhaltenselement der olfaktorischen Orientierung, Schnuppern, wird erwartungsgemäss an allen vier Geruchsreizgruppen

ausgeführt. Sehr intensives Schnuppern leitet über in Lekken, welches die Tiere besonders oft an Wischstellen ausführen. Harnschnuppern an den Wischstellen kann durch den bei der Wischbewegung der Hinterpfoten aufgeworfenen Bodenmaterialhügel ausgelöst und orientiert werden. An frischen Wischstellen schnuppert ein Irbis intensiver und länger als an älteren und eigenen.

Die von PRESCOTT (1971) und VERBERNE & LEYHAUSEN (1976) vertretene Ansicht, Feliden würden beim Wangenreiben Sekrete aus besonderen Wangendrüsen an Umweltobjekte abgeben, muss verworfen werden. In einer histologischen Untersuchung von Katzenwangenhaut fanden RIEGER & WALZTHOENY (1979) keine besonders vergrößerten Hautdrüsen. Wangenreiben darf aus diesem Grund nicht als Markierungsverhalten bezeichnet werden. In einem Vergleich mit analogen Verhaltensweisen anderer Carnivoren-Arten kommt RIEGER (1979) zum Schluss, Wangenreiben sei eine Form des Imprägnierens. Zu den artfremden Geruchsquellen, die beim Irbis Imprägnieren (= Wangenreiben) auslösen, gehören Katzenminze (KEMPINSKAS 1964, zit. in MARMA & YUNCHIS 1968, FREEMAN 1977) und Coniferen-Harze (WEMMER & SCOW 1977, RIEGER 1978b). An artspezifischen Markierungsstellen imprägnieren sie ebenfalls. Dabei wird Wangenreiben an den erhöhten Spritzharnstellen ausgeführt, während die Wischstellen am Boden das Element Rollen auslösen, aber nicht in jedem Fall auch orientieren. Denn der rollend imprägnierende Irbis führt dieses Verhaltenselement bis zu zwei Meter entfernt von der Wischstelle aus. In diesem Fall ist das Imprägnieren so weit ritualisiert, dass die ursprüngliche Funktion, Geruchsstoffe von der Umgebung auf den Tierkörper zu transferieren, nicht mehr erfüllt wird.

Genauso wie Schnuppern richten Irbisse auch Flehmen auf alle vier Geruchsreizgruppen. KNAPPE (1964) wies nach, dass beim Flehmen die Verbindung zwischen Mundhöhle und Jacobson'schem Organ geöffnet wird. Ueblich ist, dass ein Irbis eine Ge-

ruchsstelle sitzend oder kauernnd beschnuppert und sich zum Flehmen aufsetzt. Während des Flehmens wird der Kopf gelegentlich aufgeworfen oder auch seitlich geschüttelt. Doch bestehen in diesen Merkmalen individuelle Unterschiede. Das Krefelder Weibchen IRINA wurde mehrmals beobachtet, wie es im Liegen und auch im Gehen flehmte. HEMMER (1966, 1968) glaubte, Unterschiede in der Ausführung des Flehmens bei Panthera-Arten und Irbissen bemerken zu können, und verwendete es als taxonomisches Merkmal. Nach HEMMER's Ansicht behalten Löwen ihre Zunge beim Flehmen im Maul, Tiger und Irbisse lassen sie, je nach Intensität des Flehmens, mehr oder weniger weit über die Eckzähne hängen. Betreffend den Irbis kann ich HEMMER nicht zustimmen, denn auch sehr intensiv flehmende Tiere (gemessen an der gesamten Flehmen-Dauer) lassen ihre Zunge nicht jedes Mal über die Eckzähne hängen. Es dürfte sich hier um individuelle und temporäre Variabilitäten handeln, die die Verwendung dieses Parameters als taxonomisches Merkmal in Frage stellen.

Flehmen ist besonders häufig während des Explorierens, d. h. in den ersten Minuten nach Betreten des grossen Aussenkäfigs. Mit dem Flehmen prüft das Männchen den Oestrus-Zustand der Weibchen, an deren frischen Harnstellen oder auch bei der direkten olfaktorischen Kontrolle der weiblichen Anogenitalregion.

Feliden können mittels "Verscharren" (SCHNEIDER 1932) Kot und Beutereste zudecken (LEYHAUSEN 1953, 1973, SCHALLER 1967, 1972, JACKSON 1977). LEYHAUSEN (1956) und KLEIMAN & EISENBERG (1973) äusserten die Ansicht, "Verscharren" würde sich für taxonomische Zwecke eignen, denn nur Felis und Lynx würden Kot zudecken, nicht aber die südamerikanischen Felinen und die Pantherinen. Tab. 3 zeigt, dass Irbisse das "Verscharren", bei dem sie mit einer Vorderpfote von vorn nach hinten neben der Geruchsquelle vorbei über den Boden streichen, an Wisch- und vor allem an Kotstellen ausführen. "Verscharren" gehört

zu den seltensten Verhaltenselementen im Irbis-Ethogramm. In Tab. 4 sind alle Ereignisse, die in der 3-jährigen Beobachtungszeit protokolliert wurden, aufgeführt. (Der Ausdruck "Verscharren" wird in Anführungszeichen gesetzt, weil Irbisse bei der Ausführung dieses Verhaltens nichts zudecken, da sie die Streichbewegung neben dem auslösenden Objekt ausführen)

Ueber Herkunft und Funktion des "Verscharrens" können zur Zeit nur Spekulationen angestellt werden. Rein formal gleichen sich die Bewegungsabläufe während des "Verscharrens" beim Irbis und bei der Hauskatze. Zudem ist beiden Arten die Orientierung auf artspezifische Ausscheidungen gemeinsam. Zum Unterschied zu den Hauskatzen, die Harn und Kot zudecken, streicht der Irbis nicht auf den Kot zu, sondern, gleich wie ich es auch beim Tiger beobachten konnte, neben dem Kot vorbei. Das bedeutet, dass der Kot nicht mit Bodenmaterial zugedeckt wird. PETERS, der für seine Lautuntersuchungen (PETERS 1978) verschiedene Feliden-Arten während langer Zeit beobachtete, vermutet (pers. Mitt.), es könnte sich hier um ein Verhalten von jungeführenden Weibchen handeln, die damit den Kot der Jungen zudecken, um ihre Anwesenheit vor potentiellen Raubfeinden zu verbergen. Die Beobachtungen an den Irbissen im Zürcher Zoo lassen sich teilweise mit dieser Ansicht in Uebereinstimmung bringen: es sind vor allem die Weibchen, welche "verscharren", aber während der Aufzuchtperiode 1977 tritt dieses Element nicht gehäuft auf (Tab. 4). Bis eingehendere Informationen vorliegen, muss man annehmen, dass das "Verscharren" ein phylogenetisch altes Verhalten darstellt, das bei den an eine spezielle ökologische Situation adaptierten Irbissen seinen Anpassungswert verloren hat und deshalb nur noch vereinzelt, ohne exakte auslösende Situation und ohne genaue Orientierung auftritt. Der Verlust des adaptiven Werts des "Verscharrens" wäre, entsprechend dieser Hypothese, zu einem Zeitpunkt aufgetreten, da die Irbisse in ihrem Verbreitungsgebiet eine

hohe Position in der Biologischen Rangordnung (HEDIGER 1940) erreichten. Wenn diese Ueberlegungen zutreffen, dann können andere Feliden, die ebenfalls eine hohe Position in ihrer Biologischen Rangordnung einnehmen, ebenfalls neben dem Kot vorbeistreichen. Dies trifft aufgrund eigener Beobachtungen für den Sibirischen Tiger, Panthera tigris altaica, zu. Für in der Biologischen Rangordnung nicht hochgestellte Feliden-Arten wäre es dagegen adaptiv, den Jungenkot zuzudecken.

3. 4. Krallenschärfen und Rollen

Beim Krallenschärfen zieht ein Irbis seine Vorderpfoten alternierend von vorn nach hinten über Holz, gleichzeitig sind die Krallen in die Holzoberfläche eingehakt. Die Kratzbäume, an denen die Tiere Krallenschärfen ausführen, zeigen somit immer die typischen Krallenspuren. HEDIGER (1956, 1965) fand am Fuss von Grosskatzen-Kratzbäumen abgestreifte Hornscheiden und bewies damit, dass der Begriff 'Krallenschärfen' zu recht verwendet wird: eine krallenschärfende Grosskatze löst bei diesem Verhalten die äussersten abgenützten Hornschichten einer Kralle ab.

Neben dieser primären Bedeutung als Körperpflegeverhalten werden dem Krallenschärfen der Feliden verschiedene sekundäre Funktionen zugeschrieben (Tab. 5). Es wird bei einigen Arten als Imponier- und Drohverhalten interpretiert, weil es bei der direkten Begegnung zweier Konkurrenten auftritt. Es ist bekannt, dass Körperpflegeverhaltens Elemente leicht als Uebersprungbewegungen auftreten können. Der Konflikt zwischen Angriff und Flucht, in dem sich zwei sich begegnende, im allgemeinen solitär lebende Katzen befinden, löst Uebersprungsverhalten aus, z. B. Krallenschärfen, das im Lauf der Phylogenese als Drohverhalten ritualisiert wurde.

Als weitere mögliche Funktion des Krallenschärfens wird

optisches und olfaktorische Markieren genannt. Abgesehen davon, dass verschiedenen Autoren, die das Krallenschärfen der gleichen Tierart diskutieren, zu entgegengesetzten Interpretationen gelangen (SCHALLER 1967, SANKHALA 1974), wird bisher immer nur von der Möglichkeit einer Markierbedeutung des Krallenschärfens gesprochen. Bisher lieferte nur PRESCOTT (1971, zit. in KLEIMAN & EISENBERG 1973) Hinweise dafür, dass Hauskatzen mit einem besonderen Verhalten, dem Wangenreiben, auf Krallenschärfstellen reagierten.

Krallenschärfen gehört zu den seltenen Verhaltens-elementen im Irbis-Ethogramm. Um Aussagen über seine Funktion machen zu können, wurden alle protokollierten Ereignisse verwendet, unabhängig von Tageszeit, Jahreszeit und Tierkombination im Augenblick ihres Auftretens. Es wurden (1) die Stellen im Käfig, an denen die Irbisse ihre Krallen schärften, und deren Benützungshäufigkeiten festgestellt (Tab. 6) und (2) die Funktionskreise, in denen Krallenschärfen integriert war, bestimmt.

(1) Krallenschärf-Stellen: Im allgemeinen schärften Irbisse ihre Krallen an Holz, z. B. an einem Stamm oder einem Ast. In einigen Fällen wurde beobachtet, wie aufgerichtete oder hochsitzende Tiere am Käfiggitter das Krallenschärf-Verhalten ausführten. Im Zürcher Zoo schärften sie die Krallen am liegenden Stamm, an den Zwergföhren und an einem etwa 50 cm langen Rundholz, das in einem Spalt zwischen Fels und Käfiggitter im Raumfeld E10 lag (Abb. 2a). Es konnten 19 verschiedene Krallenschärf-Stellen unterschieden werden, die nach ihrer Lage im Raumfeldnetz (Abb. 2a) bezeichnet wurden (Tab. 6). Zwei Krallenschärf-Stellen in Tab. 6 sind besonders erwähnenswert, die Stellen C9/D9, an der WALO am häufigsten seine Krallen schärfte, und D8, die von den beiden Weibchen ANDRA und ARGÄ bevorzugt wurde. Die Stelle C9/D9 ist das untere Ende des liegenden Stamms, dieser Abschnitt des Stamms liegt direkt auf dem Boden. WALO benützte diese Stelle in der Hälfte aller Fälle. Die Stelle D8 ist ein

Teil des Stammes, der etwa 1 m über den Boden ragt. Sie ist identisch mit der Markierungsstelle D8 (Abb. 9). An dieser Stelle können die Tiere in zwei verschiedenen Haltungen ihre Krallen schärfen: (1) sie richten sich vom Boden auf, oder (2) sie springen auf den Stamm und schärfen ihre Krallen, während sie auf dem Holz kauern. Da das grössere und schwerere Männchen nur äusserst selten auf den Stamm kletterte, zeigten nur die Weibchen beide beschriebenen Krallenschärfhaltungen an dieser Stelle. Die Krallenschärf-Stellen C8, D6 und D7 sind ebenfalls auf dem liegenden Stamm, C7 und E9 sind Stellen an einer Zwergföhre, im Raumfeld E10 liegt ein Rundholz.

(2) Funktionskreise in denen Krallenschärfen auftritt: In vier verschiedenen Zusammenhängen tritt Krallenschärfen mehr oder weniger häufig auf (Tab. 7). Männchen WALO markierte oft vor und nach dem Krallenschärfen, die beiden Weibchen führten die olfaktorische Kontrolle von Markierungsstellen vor und nach Krallenschärfen durch. Komfortverhaltenselemente gingen dem Krallenschärfen voraus. Die beiden Weibchen zeigten das Krallenschärfen zudem auch in sozialem Zusammenhang, etwa ein Fünftel aller Ereignisse folgte auf eine soziale Interaktion oder ging ihr voraus. Ein recht hoher Anteil des Krallenschärfens (30 bis 62 %) konnte keinem Funktionskreis zugeordnet werden. Der Irbis zeigte in diesen Situationen keine besonderen Verhaltensweisen vor oder nach dem Krallenschärfen. Diese Gruppe von Ereignissen umfasste zum Teil spontanes Krallenschärfen. Die meisten übrigen Fälle hätten einem der oben erwähnten Funktionskreise zugeordnet werden können, wenn die Zeitspanne vor / nach dem Krallenschärfen von einer auf zwei Minuten ausgedehnt worden wäre.

Aehnlich der eingangs zitierten Beobachtung PRESOTT's an Hauskatzen rieben die Irbis-Weibchen oft ihre Wangen an der Krallenschärfstelle D8. Da diese Stelle jedoch mit der Markierungsstelle D8 identisch ist, glaube ich nicht, dass

Krallenschärpen für das Wangenreiben an dieser Stelle verantwortlich gemacht werden kann, sondern das Spritzharnen, denn Wangenreiben wird als Teil des Markierungszeremoniells auch an andern Markierungsstellen ausgeführt (3. 3. 4.).

Zu Beginn dieses Abschnitts wurden aus der Literatur einige Hypothesen über die Bedeutung des Krallenschärfens bei Feliden vorgestellt. Nach diesen Hypothesen wird Krallenschärfen interpretiert als (1) Körperpflegeverhalten, (2) Impo-nierverhalten und (3) Markierungsverhalten. Ohne Zweifel ist Krallenschärfen in erster Linie Körperpflegeverhalten. Körperpflege- und Komfortverhalten treten bei vielen Tierarten am Uebergang zwischen einer Ruhe- zu einer Aktivitätsphase auf. Beim Irbis gehen Komfortverhaltenselemente und solche der Körperpflege dem Krallenschärfen voraus, teilweise geht eine Ruhephase dem Krallenschärfen voraus, häufiger folgt sie innerhalb einer Minute auf das Krallenschärfen (Tab. 7).

Krallenschärfen hat eine Bedeutung im Sozialverhalten. Es gehört zu den "auffälligen" Verhaltenselementen, die soziale Interaktionen initiieren können (3. 7. 2. 2.). Als Impo-nierverhalten möchte ich es trotzdem nicht bezeichnen, denn es tritt nie zusammen mit agonistischen Verhaltensweisen auf, sondern nur mit Begrüßungsverhalten, sozialer Körperpflege und Spiel.

Krallenschärfen kann nicht als Geruchsmarkieren bezeichnet werden, denn die Irbisse reagieren mit keinem der Verhaltenselemente, die sie an Geruchsstellen ausführen (Tab. 3), auf Krallenschärf-Stellen. Das Wangenreiben der Weibchen an der Stelle D8 wurde schon interpretiert als Reaktion auf die Markierungsstelle D8. Drei Krallenschärf-Stellen sind gleichzeitig Markierungsstellen (D8: liegender Stamm, C7 und E9: Zwergföhren). Dies könnte darauf hindeuten, dass Irbisse gewisse Markierungsstellen (Spritzharnstelle) mittels Krallenschärfen auch optisch auffällig machen. Analog dazu bildet bei den

Wischstellen das aufgeworfene Bodenmaterial eine optische Marke, mit deren Hilfe sich Irbisse orientieren.

In der Feliden-Literatur wird das Verhaltenselement Rollen in Zusammenhang gebracht mit der Fortpflanzungsbereitschaft der Weibchen (z. B. TODD 1962, SADLEIR 1966, LEYHAUSEN 1973, KLEIMAN 1974, FREEMAN 1977). Ueber das Rollen der Feliden-Männchen wird dabei nichts ausgesagt, obwohl auch sie es ausführen. Rollen gehört zu den selten auftretenden Verhaltens-elementen des Irbis-Ethogramms. Trotzdem kann mit Sicherheit gesagt werden, dass Männchen WALO mehr rollte als jedes der andern Tiere.

Zur Bestimmung der Funktion des Rollens werden in Tab. 8 die Häufigkeiten bestimmter Verhaltensweisen unmittelbar vor und nach dem untersuchten Verhaltenselement einander gegenüber gestellt. Diese Darstellung zeigt einige Unterschiede in den Situationen, in welchen Männchen und Weibchen rollen. WALO rollt relativ oft, nachdem er Markierungsstellen olfaktorisch kontrollierte (Harnschnuppen / Flehmen). Häufig geht dem Rollen agonistisches Verhalten voraus. In beinahe der Hälfte aller Beobachtungen markierte WALO nach dem Rollen. Ein oft protokollierter Verhaltensablauf war: Weibchen angreifen - rollen - markieren (spritzharnen / wischen). Die Weibchen dagegen rollen vorwiegend vor und nach solitärem und sozialem Spiel.

Aufgrund dieser Ausführungen kann das Rollen der Irbisse nicht einem bestimmten Funktionskreis zugeordnet werden. Es tritt vielmehr in vier verschiedenen Zusammenhängen auf: (1) Oestrus: Weibchen rollen vermehrt vor und während der Brunft. (2) Spiel: Rollen kann Ausdruck einer Spielbereitschaft sein (3. 7. 1. 3.). (3) Hemmung: Rollen während einer agonistischen Auseinandersetzung hemmt aggressives Verhalten von Artgenossen (3. 7. 1. 4.). (4) Imprägnieren: Arttypische Markierungsstellen (Wischstellen) lösen bei Irbissen

Imprägnier-Verhaltensweisen aus, d. h. Verhaltensweisen, die dazu dienen, Geruchsstoffe aus der Umgebung auf den Tierkörper zu transferieren. Irbisse tun dies mit den Elementen Wangenreiben und Rollen. Ihr Imprägnier-Rollen ist jedoch schon soweit losgelöst von seiner ursprünglichen Form, dass es wohl noch vom Geruch einer Wischstelle ausgelöst, aber nicht mehr unbedingt auf diese hin orientiert wird (ausführliche Diskussion dazu in RIEGER 1979, auch in 3. 3. 4.).

3. 5. Nahrungsaufnahme

Irbisse trinken, wie die meisten übrigen Carnivoren, lappend (SCHOENHOLZER 1959). Zu Beginn stehen sie, gehen aber bald in die Hockstellung. Ausnahmsweise trinkt ein Irbis liegend. Meist trinken sie länger als eine halbe Minute. In Zürich tranken sie regelmässig, wenn sie nach der Fütterung in den Aussenkäfig gelassen wurden, und zu Beginn der Abendaktivität.

Die Fresshaltung der Irbisse gleicht der Trinkhaltung, d. h. sie fressen hockend. In diesem Merkmal gleichen sie den Felinen, während die Panthera-Arten beim Fressen im allgemeinen liegen (LEYHAUSEN 1973). Die sozialen Reaktionen während der Fütterung sind sehr verschieden. Es gibt Individuen, die ausgesprochen futterneidisch sind und deshalb nur allein gefüttert werden können. Weibchen ARGa war derart futterneidisch, dass sie von ihrer Tochter DALAIA während der Fütterungen getrennt werden musste, damit diese auch genügend Nahrung erhielt. Im Zusammenhang mit der Umfrage über Haltungsbedingungen von Irbissen in verschiedenen Zoologischen Gärten (RIEGER 1978a) zeigte sich, dass in etwa der Hälfte aller Zoos (53 %, n = 17) die Tiere zur Fütterung getrennt werden.

Eine Verhaltenseigentümlichkeit möchte ich hier kurz erwähnen, weil sie nicht nur in Zürich beobachtet wurde, sondern auch in Krefeld und im Bronx Zoo, New York. Weibchen

DOBRA trug am 7. November 1978 ein totes Küken ans Wasserbecken, legte es ins Wasser und frass es anschliessend. BRIDGES (1961) berichtete, dass der erste Irbis in den U. S. A., Männchen CHANG, ebenfalls häufig Futter erst ins Wasser warf, bevor er die Nahrung zu sich nahm. In Krefeld trugen die Irbisse regelmässig Futterstücke vor dem Fressen ins Wasser. Dabei machten SCHNEIDERMANN (pers. Mitt.) und LUEDICKE (pers. Mitt.) die Beobachtung, dass dieses "Futterwaschverhalten" um so ausgeprägter war, je kleiner die Futterstücke waren. Vermutlich ist dieses Verhalten bei Irbissen weiter verbreitet, als man auf den ersten Blick annehmen könnte. Es wird aber selten beobachtet, weil, wie im Zürcher Zoo, den Tieren Wasser oft erst nach der Fleischfütterung zur Verfügung steht.

3. 6. Defäkation

Im allgemeinen sind Urinieren und Defäkation bei Irbissen zwei getrennte Verhaltensweisen. Nur ausnahmsweise folgen sich die beiden Ausscheidungsvorgänge unmittelbar. Bei der Defäkation nehmen die Tiere die "Spreiz-Krümmstellung mit Schwanzabstrecken" (ALTMANN 1969) ein. Die Defäkationsdauer ist meist länger als 30 s.

Der Defäkation können Kreislaufen und Wischen vorangehen. Die Wischbewegungen sind dabei langsam, kurz und nur selten alternierend. Damit unterscheiden sie sich deutlich von den Wischbewegungen vor und während des Urinierens. Es kann nicht die Rede davon sein, dass der Irbis, gleich wie die Hauskatze, eine Mulde scharrt, um hineinzukoten. Defäkationen, bei denen eines der beiden Elemente Kreislaufen oder Wischen auftraten, waren bei allen von mir beobachteten Tieren sehr selten. Andere Irbisse scheinen aber intensiver zu wischen vor der Defäkation. HEMMER (1968) und SCHALLER (1977) berichteten je von einem Tier, das dies tat. Zudem spritz-

harnete das Männchen des Bronx Zoo, New York, anschliessend an die Defäkation (SCHALLER 1977).

Irbisse können während des Kotens schwanzspitzenzucken, schwänzeln und prusten (Tab. 25, 3. 7. 1. 7.). Diese drei Verhaltenselemente treten jeweils dann auf, wenn subjektiv der Eindruck besteht, das Defäkieren bereite dem Tier etwas Mühe oder gar Schmerzen. Während der Defäkation ziehen sie ihre Lippen gelegentlich etwas hoch, so dass die Haut auf dem Nasenrücken gefaltet und die Vibrissen der Schnauze angelegt sind.

Die Irbisse im Zürcher Zoo zeigten eine deutliche Bevorzugung der Rand-Raumfelder zum Koten (Abb. 10). Dabei wurden diejenigen Käfigabschnitte aufgesucht, in denen die Tiere nicht oder nur ausnahmsweise ruhten, und wo sie auch selten liefen. In den Raumfeldern D10 und E10 defäkierten beide Weibchen häufig. Die Jungtiere CHILAS, DOBRA und DALAIA bevorzugten ebenfalls diesen Käfigwinkel. Zudem wurde Raumfeld A2 von ihnen auch oft zur Defäkation aufgesucht. Auch die Irbisse des Assiniboine Park Zoo defäkierten entlang der Käfiggrenzen (SCOTT 1968). Die Zürcher Jungtiere setzten ihren Kot sehr oft neben denjenigen eines adulten Artgenossen, den sie vorangehend lange beschnuppert hatten. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob in diesem Fall von einer räumlichen und ev. auch zeitlichen Koordination bei der Defäkation zwischen Mutter und Jungtier gesprochen werden kann oder ob es sich um ein Artefakt der Käfighaltung handelt.

Die Kotstellen liegen an wenig begangenen Stelle im Käfig. Diese Feststellung und das Verhalten gegenüber eigenem oder fremdem artspezifischem Kot, das sich auf seltenes Beschnuppeln und noch selteneres "Verscharren" (Tab. 4) beschränkt, deutet darauf hin, dass der Irbis-Defäkation keine Markierbedeutung zugesprochen werden kann (analoge Resultate erhielten MUCKENHIRN & EISENBERG 1973 bei Ceylon-Leoparden).



Abb. 10: Verteilung der Defäkation von WALO, ANDRA und ARGa.
3 Graustufen entsprechen mit zunehmender Schwärzung: bis
10.0%, 10.1 bis 20.0%, mehr als 20.0% (Juni 1976 bis Mai 1978).

3. 7. Sozialverhalten

Das Sozialverhalten von Irbissen in Zoologischen Gärten wird nachfolgend von zwei Gesichtspunkten her erläutert. Es werden Sozialethogramm und Dyadenbeziehungen untersucht, letztere mit Hilfe der sozialen Zeit (3. 7. 2. 1.), der sozialen Initiative (3. 7. 2. 2.) und der mittleren Abstände zwischen zwei Tieren (3. 7. 2. 3.).

3. 7. 1. Sozialethogramm und soziale Funktionskreise

Die in diesem Abschnitt zu besprechenden Verhaltenselemente sind in zwei Gruppen gegliedert: (1) Verhaltenselemente, die den direkten Kontakt zwischen zwei Irbissen herstellen, lassen sich in fünf Funktionskreise zusammenfassen (Begrüssung, Allogrooming, soziales Spiel, agonistisches Verhalten, Kopulation und Pseudokopulation). Jeder dieser Funktionskreise hat Leitelemente, d. h. Verhaltenselemente, die ausschliesslich diesem Funktionskreis zugeordnet werden. Daneben gibt es Uebergangselemente, die in Zusammenhang mit mehreren Funktionskreisen auftreten können. In Tab. 23, 24 ist die Einteilung der Verhaltenselemente dargestellt, wie sie für die Auswertung benützt wurde.

Die Einteilung des Irbis-Sozialverhaltens in diese fünf Funktionskreise stiess während der Protokollauswertung nur vereinzelt auf Schwierigkeiten, wenn während einer sozialen Interaktion nur Uebergangselemente auftraten. Solche Interaktionen wurden, wenn nicht Lautäusserungen die Zuordnung zu einem Funktionskreis ermöglichten, dem sozialen Spiel zugeschrieben. Zweifelsfälle dieser Art waren jedoch selten.

(2) Den Verhaltenselementen des direkten Kontakts werden jene der Kommunikation gegenübergestellt, Elemente also, die auf Distanz wirken. Diese sind in die beiden Gruppen Mimik / Ge-

stik und Lautäusserungen eingeteilt (Tab. 25).

Ein weiteres soziales Verhaltenselement, Kontaktliegen, ist in der obigen Liste nicht aufgeführt. Auf dieses Element wird näher eingegangen bei der Besprechung der mittleren Abstände (3. 7. 2. 3.).

3. 7. 1. 1. Begrüssungsverhalten

Der Begriff "Begrüssungsverhalten" wird hier in zwei verschiedenen Bedeutungen verwendet: (1) als Bezeichnung eines Funktionskreises, der eine bestimmte Anzahl Verhaltenselemente umfasst (Tab. 23) und (2) als Bezeichnung einer Interaktion zwischen zwei Irbissen, die während einiger Zeit getrennt gewesen waren und nun wieder zusammenkommen. Der zweite Fall, die interindividuelle Beziehung 'Begrüssung', ist mit dem Funktionskreis 'Begrüssung' insofern verbunden, als Verhaltenselemente aus dem Funktionskreis bei der interindividuellen Beziehung auftreten.

Bevor das Begrüssungsverhalten und der zugehörige Funktionskreis eingehender besprochen werden, sind zusätzliche Erläuterungen zu einem der Leitelemente, dem Köpfchengeben, notwendig, denn dieses Element wird zuweilen in der Literatur dem Wangenreiben, einem Element aus dem Funktionskreis Imprägnieren (3. 3. 4.), nicht sauber getrennt. Köpfchengeben und Wangenreiben können beim Irbis ohne weiteres auseinandergehalten werden: (1) Köpfchengeben tritt ausschliesslich im Sozialkontakt auf, Wangenreiben wird nie an einem Artgenossen ausgeführt. (2) Ein köpfchengebender Irbis stösst mit seiner Stirn gegen den Artgenossen, besonders häufig gegen dessen Kopf (Jungtiere stossen, weil sie kleiner sind, oft auch gegen Beine oder Flanken von adulten Artgenossen). Ein wangenreibender Irbis berührt mit dem Bereich zwischen Mundwinkel, Auge und Ohr ein Umweltobjekt.

(3) Köpfcengeben ist eine einmalige Aktion, höchstens bei Begrüssungen zwischen zwei Irbissen, die sich längere Zeit nicht gesehen hatten, kann ein Tier kurz hintereinander mehrere Stirnstösse gegen den Partner ausführen. Wangenreiben dagegen dauert einige Sekunden bis einige Minuten und besteht aus wiederholtem Reiben der Wange(n) am Umweltobjekt. Diese Ausführungen legen nahe, dass wenigstens beim Irbis, vermutlich aber auch bei andern sozialen Feliden (SCHALLER 1972, BERTRAM 1975), nicht die Rede davon sein kann, mit dem Köpfcengeben würde ein Gruppengeruch hergestellt, indem Geruchsstoffe, die mit dem Wangenreiben auf den Katzenkopf gelangten, an Gruppenmitglieder weitergegeben würde.

Es werden nun Experimente diskutiert, in denen zwei Irbisse sich nach einer Trennung von einigen Stunden begegneten. Bei diesen Begegnungen spielen drei Verhaltenskomplexe eine wichtige Rolle, (1) Exploration, (2) Markieren und (3) Sozialverhalten. Zum Explorieren werden diejenigen Elemente gerechnet, die ein Irbis auf Markierungsstellen richtet (Tab. 3). Markieren umfasst die Elemente Wischen und Spritzen. Die hauptsächlich auftretenden sozialen Verhaltenskomplexe in Lauf dieser Experimente gehören in den Funktionskreis Begrüssung. Köpfcengeben, Analfeldschnuppen und Allogrooming spielen die Hauptrolle. Verschiedene Autoren bezeichnen die Lautäusserung Prusten (3. 7. 1. 7.) als typisch für Begrüssungsszenen, sie wurde deshalb miteinbezogen in die Untersuchung.

Um Anhaltspunkte über den Ablauf von Begrüssungen zwischen Irbissen zu erhalten, sind in Abb. 11 die relativen Häufigkeiten der einzelnen Funktionskreise und Verhaltenskomplexe dargestellt, denen eine wichtige Funktion beim Begrüssen zugesprochen wird. Als Begrüssung wählte ich jene 10 min, die mit dem Augenblick eingeleitet wurden, da der Schieber zwischen Tierhaus und Aussenkäfig nach der Fütterung (zu der



Abb. 11: Begrüßungsverhalten. Relative Häufigkeiten von Elementen der Exploration (Harnschnuppen, Markierungszeremonie, Fiehlen), des Markierens (Wischen, Spritz-harnen) und des Begrüßens (ko: Köpfeheben, afsn: Analfeldschnuppen, soz. fl.: Allogrooming) und Prusten von WALO, ANDRA und ARGA in den ersten 10 min nach einer kurzen Trennung (1 – 2 h).

die Tiere des Zürcher Zoos getrennt werden), geöffnet wird. Jeweils unmittelbar danach betraten die Irbisse den Aussenkäfig.

Die Häufigkeit des Explorierens war bei Männchen WALO in den ersten Minuten relativ hoch, sie erreichte nach 5 bis 6 min das Maximum und sank danach stetig. Das entsprechende Verhalten der Weibchen war deutlich seltener. ARGa erreichte das Explorationsmaximum ebenfalls nach etwa 6 min. ANRDA hatte zwei Maxima, eines nach 2 bis 3 min, das zweite nach 7 bis 9 min.

Beide Weibchen markierten wenig und nur zu Beginn der 10-min-Periode. Das Männchen markierte sehr ausgiebig. Die Wischen-Frequenzen waren in den ersten 5 min hoch, sanken dann etwas ab und erreichten ein Nebenmaximum in der 9. min. Spritzharnen war allgemein etwas seltener als Wischen.

Die drei sozialen Verhaltenselemente, die bei den Experimenten auftraten, schienen sich gegenseitig zu ergänzen, denn wenn eines der drei Elemente häufig war, dann traten die beiden andern seltener auf. Die Bevorzugung eines bestimmten Elements war individuell verschieden. WALO begrüßte seine Artgenossinnen vorzugsweise mit sozialem Fellecken, ARGa benützte dazu mehrheitlich Köpfchengeben und ANRDA zeigte beide Elemente etwa gleich häufig. In den untersuchten Ereignissen war Analfeldschnuppern allgemein selten. Nur das Männchen benützte dieses Element einige Male. Die sozialen Interaktionen bei den Begrüssungen waren in den ersten zwei bis drei Minuten häufig, nachher traten sie nur noch sporadisch auf.

Im Abschnitt über die Lautäusserungen (3. 7. 1. 7.) wird auf die grossen individuellen Unterschiede in der Häufigkeit des Prustens hingewiesen. Auch während der Begrüssungsexperimente zeigte sich das gleiche Bild: Weibchen ANDRA

prustete ausgesprochen oft, Weibchen ARGA seltener und Männchen WALO nur ein Mal. Der Verlauf der Prusten-Frequenzen der beiden Weibchen zeigt, dass mit der Bezeichnung "Begrüssungsprusten" eine der Funktionen dieser Lautäußerung erkannt wurde. Die Prusten-Frequenz war unmittelbar nach Begegnung der Tiere relativ hoch und sank danach stetig.

Einige weitere Verhaltenselemente traten in den Begrüssungsexperimenten mehr oder weniger oft auf. Da die Experimente jeweils an die Fütterungen sich anschlossen, tranken die Tiere häufig in den ersten Minuten nach Betreten des Aussenkäfigs. In einigen Fällen defäkierten sie. Gelegentlich traten Verhaltenselemente aus den Funktionskreisen Spiel, agonistisches Verhalten und Kopulation auf. Besonders die Jungtiere zeigten während des Begrüssens Elemente aus der erstgenannten Gruppe, nur Männchen WALO reagierte zweimal mit dem agonistischen Tatzenhieb (Tab. 33), und beide Weibchen nahmen bei Begrüssungsexperimenten, die während der Brunft durchgeführt wurden, z. T. schon in der ersten Minute die Paarungshaltung ein. Als weiteres nur selten protokolliertes Verhalten wurde bei den Weibchen Krallenschärfen festgestellt.

Die Initiative zu sozialem Verhalten während der Begrüssungsexperimente war sowohl in Zürich als auch in den nachfolgend beschriebenen Kontrollbeobachtungen in andern Zoologischen Gärten meistens bei den Weibchen. Sie waren es, die sich aktiv dem Männchen nanerten und meist auch mit Allogrooming oder Köpfchengeben den Sozialkontakt initiierten.

Zur weiteren Untersuchung des Begrüssungsverhaltens wurde das entsprechende Verhalten von Irbissen in andern Zoologischen Gärten gefilmt und ausgewertet (Abb. 12). Angaben zu den beobachteten Individuen sind in Tab. 1 enthalten. Folgende Ergänzungen möchte ich zu den einzelnen Begrüssungen anbringen:

□ Exploration

■ Markieren

■ Sozialverhalten

min	HELSINKI Charlie Vuokko	MÜNCHEN ♂ ♀	KREFELD 1 Valma Viivi	KREFELD 2 Viivi Whisky	HANNOVER ♂ ♀	SAN ANTONIO Frosty Suki
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						

Abb. 12: Begrüßungsverhalten. Kontrollbeobachtungen in fünf verschiedenen Zoologischen Gärten. Genaue Beschreibung im Text.

(1) Helsinki, 10. März 1978: In diesem Zoo wurden Irbisse jeweils nur während der Brunft zusammengelassen, in der übrigen Zeit wurden sie allein gehalten. Während Männchen CHARLIE im Käfig von Weibchen VUOKKO war, lag dieses auf dem Liegebrett, etwa 1 m über Boden. In der ersten Minute knurrte das Weibchen zum Männchen und richtete eine Tatzenhiebintention auf dieses. CHARLIE verliess den Käfig von VUOKKO freiwillig nach etwa 7 min.

(2) München, 28. August 1978: Die beiden Hellabrunner Irbisse wurden im Zoo Helsinki geboren und waren seit 1975 in München. Sie wurden im allgemeinen gemeinsam gehalten. Im Frühjahr 1978 beobachtete man Kopulationen, die aber nicht von Gravidität gefolgt waren.

(3) Krefeld, 1. September 1978: Männchen ILKKA wurde am 19. Januar 1978 euthanasiert. Weibchen VALMA, in Krefeld seit 1975, hatte zu ILKKA eine enge Beziehung und hatte mit ihm Nachkommen. Weibchen VIIVI kam ein Jahr nach VALMA nach Krefeld. Obwohl Kopulationen zwischen ILKKA und VIIVI stattfanden, wurde das Weibchen nie trächtig. Das neue Männchen WHISKY traf am 11. Juli 1978, also 1½ Monate, bevor ich das erste Mal Irbisse in Krefeld beobachtete, hier ein und war daher zum Zeitpunkt der Beobachtung noch nicht sehr vertraut mit den neuen Gehegen und Artgenossen. VIIVI interessierte sich stark für das neue Männchen (im Frühjahr 1979 warf sie auch ein Junges).

Bei den Begrüssungen betrat Weibchen VALMA den Käfig, in dem sich Weibchen VIIVI aufhielt. Beide Weibchen näherten sich nicht mehr als auf 1 m. Sie fauchten sich gegenseitig an, die aggressive Stimmung von VALMA war stärker als jene von VIIVI. Kurz darauf wurde VIIVI in den Käfig von Männchen WHISKY gelassen. Das Männchen lag die ganze Zeit auf der Wurfkiste. Die beiden Tiere zeigten kein Sozialverhalten.

(4) Hannover, 6. September 1978: Die beiden Irbisse im Zoo Hannover sind Wildfänge aus der USSR und weilten seit Winter 1973/74 im Zoo. Kopulationen ohne anschliessende Gravidität konnten beobachtet werden. Bei der in Abb. 12 angegebenen Markiertätigkeit in der 7. und 8. Minute nach Beginn der Begrüssung handelte es sich um Krallenschärfen.

(5) San Antonio, 15. Mai 1979: Dr. M. HUBER, z. Z. Austin, filmte für mich das Begrüssungsverhalten von Männchen FROSTY (san 1, * wild 1965) und Weibchen SUKI (okla 12, * 15. 5. 1973). FROSTY züchtete 1974, 1976, 1977 und 1979 mit Weibchen CRYSTAL und 1977 mit Weibchen SUKI.

Diese sehr ausführlichen Beschreibungen der tiergartenbiologischen Situationen in den einzelnen Zoos sind notwendig für die Interpretation der Unterschiede der einzelnen Begrüssungsszenen. Gut aneinander und an die spezifische Zoo-Situation gewöhnte Tiere zeigten bei den Begrüssungsexperimenten Verhaltensweisen aus allen drei Funktionskreisen Exploration, Markieren und Begrüssungsverhalten (München, Zürich). Zwischen nicht miteinander vertrauten Individuen trat erwartungsgemäss kein Sozialverhalten oder nur agonistisches Verhalten auf, während das Tier, welches den Käfig neu betrat, explorierte und markierte. Starke soziale Spannungen zwischen den Irbissen konnten sich hemmend auswirken auf die Explorations- und Markiertätigkeit (Helsinki, Krefeld). Ungünstig gebaute Käfige dämpften das Explorations- und vor allem das Markierverhalten (Hannover, San Antonio). Der Vergleich der verschiedenen Begrüssungsexperimente (Abb. 11, 12) bestätigt auch für Irbisse das Muster der Geschlechterrollen: die Männchen explorieren und markieren mehr als die Weibchen, letztere zeigen eine höhere Bereitschaft zu Sozialkontakten. Wenn aber das Männchen seiner geschlechtstypischen

Rolle nicht nachkam, dann konnte das Weibchen diese Rolle übernehmen und explorieren und markieren.

Nach den Beschreibungen von Begrüssungsexperimenten müssen noch einige allgemeine Bemerkungen zum Funktionskreis Begrüssung gemacht werden. Verhaltenselemente aus diesem Funktionskreis traten während der regelmässigen Verhaltensbeobachtungen je nach Jahreszeit und Individuum mit unterschiedlicher relativer Häufigkeit auf. Irbis-Dyaden mit Männchen WALO als einem der beiden Dyadenpartner hatten im allgemeinen einen relativ grösseren Anteil an Begrüssungsverhalten in der gesamten sozialen Zeit als reine Weibchen-Dyaden (Abb. 21). In den Monaten vor der Brunft stieg die relative Häufigkeit von Begrüssungsverhalten an.

3. 7. 1. 2. Grooming

Mit dem Allogrooming kommen wir zur Besprechung eines Funktionskreises im Irbis-Sozialverhalten, der eine ebenso wichtige Rolle spielt wie das Begrüssungsverhalten. Zum einzigen Verhaltenselement, Fellecken, das dem Allogrooming zugerechnet wird (Tab. 23), ist nur wenig zu sagen. Irbisse belecken besonders Ohren und Nacken eines Artgenossen, die übrigen Körperteile werden weniger oft beleckt (Tab. 9). Beim Allogrooming werden somit Körperpartien des Artgenossen beleckt, die diesem selbst bei der Fellpflege weniger gut zugänglich sind.

Tab. 9 lässt keine Aussage zu über die Häufigkeit, mit der einzelne Individuen beleckt werden, da es sich hier um Auswertungen von Filmen, d. h. selektiv ausgewählten Verhaltensabläufen, handelt. Tab. 9 kann nur dazu verwendet werden, Aussagen über die Frequenz, mit der einzelne Körperstellen beim Allogrooming beleckt werden, zu machen. Die Region zwischen Ohr und Schulter erhält dabei die grösste Aufmerksamkeit.

Die übrigen Körperstellen werden deutlich seltener beleckt. Nur Weibchen DOBRA wurde am Rücken beleckt, wohl deshalb, weil es zum Zeitpunkt der Untersuchung 4-jährig und damit kleiner war als die adulten Irbisse, denen, wenn sie stehend DOBRA beleckten, deren Rücken ebenso leicht zugänglich war wie deren Hinterkopf.

Allogrooming-Interaktionen dauern in der Regel nur wenige Sekunden. Die relative Häufigkeit des Allogroomings ist dementsprechend auch nicht gross, mit zwei Ausnahmen: (1) unmittelbar vor der Brunft und (2) gegen Ende der Gravidität steigt die relative Häufigkeit des Allogroomings zwischen den Weibchen stark an (Abb. 21).

Die eingangs angedeutete wichtige Bedeutung des Allogroomings liegt darin, dass es, ähnlich wie das Begrüssungsverhalten, soziale Interaktionen initiieren kann. Zwischen den Weibchen spielt Allogrooming bei der Initiative von sozialem Verhalten eine viel wichtigere Rolle als Elemente des Begrüssungsverhaltens, welche mehr im Kontakt mit dem Männchen eingesetzt werden (Tab. 13).

Diese wichtige Funktion des Allogroomings bei der Aufnahme von Sozialkontakten zu einem Artgenossen mag die Aussage FREEMAN's (1978) mitbeeinflusst haben, Irbisse hätten eine höhere Frequenz von Allo- als von Autogrooming. Die Beobachtungen an den Zürcher Irbissen ergeben gegenteilige Resultate (Abb. 13). Die Autogrooming-Frequenz ist meistens grösser als jene von Allogrooming. Die Kontrollbeobachtungen in Seattle und Krefeld bestätigten diesen Befund (Tab. 16), ebenso die Untersuchungen von WITT (1978) in Seattle.

Zur Erläuterung von Abb. 13 und Tab. 16 möchte ich kurz das Autogrooming der Irbisse beschreiben. Autogrooming wird in drei Gruppen eingeteilt: (1) Fellpflege, (2) Genitalkontrolle und (3) Hinterfusskratzen.

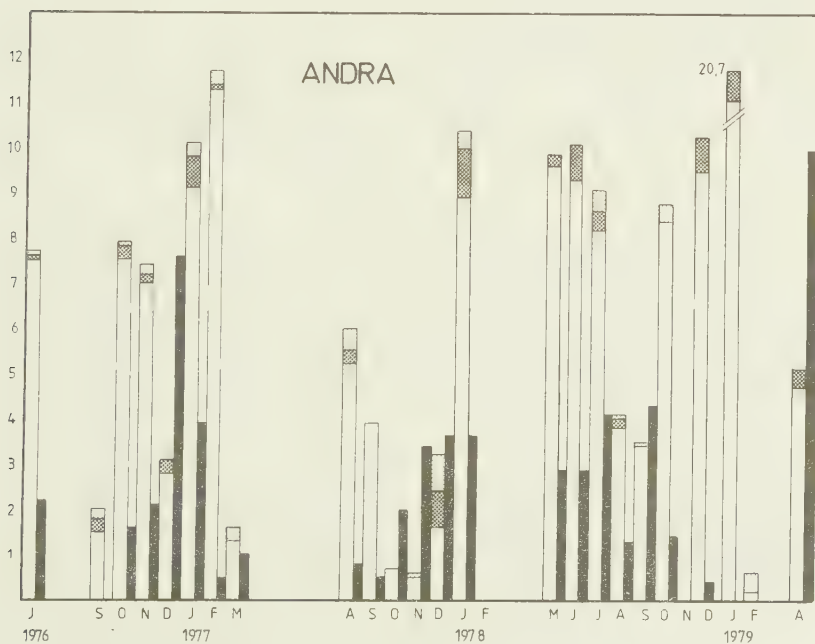
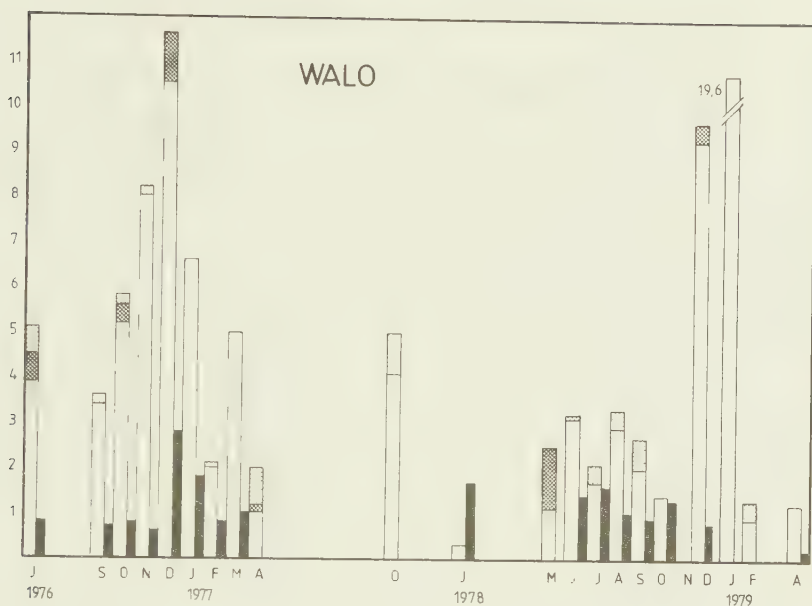


Abb. 13: Vergleich der Frequenzen von Auto- und Allogrooming. Autogrooming: Weiss = Fellpflege, heller Raster = Hinterfusskratzen, dunkler Raster = Genitalkontrolle. Allogrooming: schwarz.

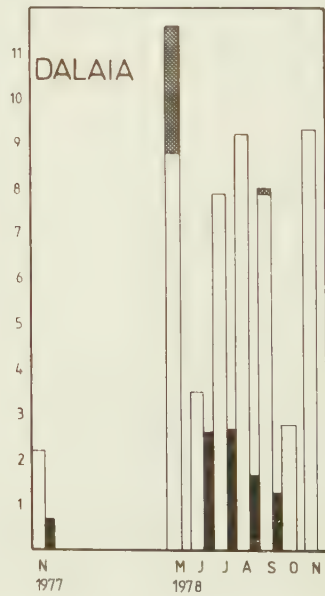
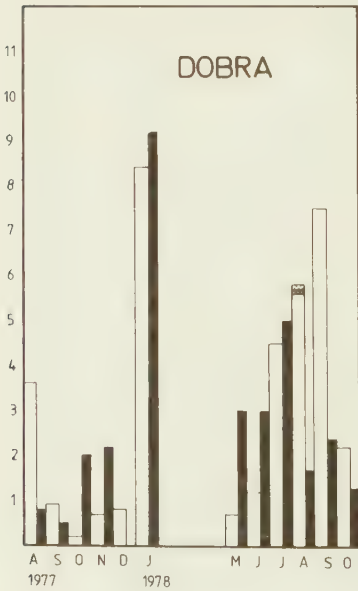
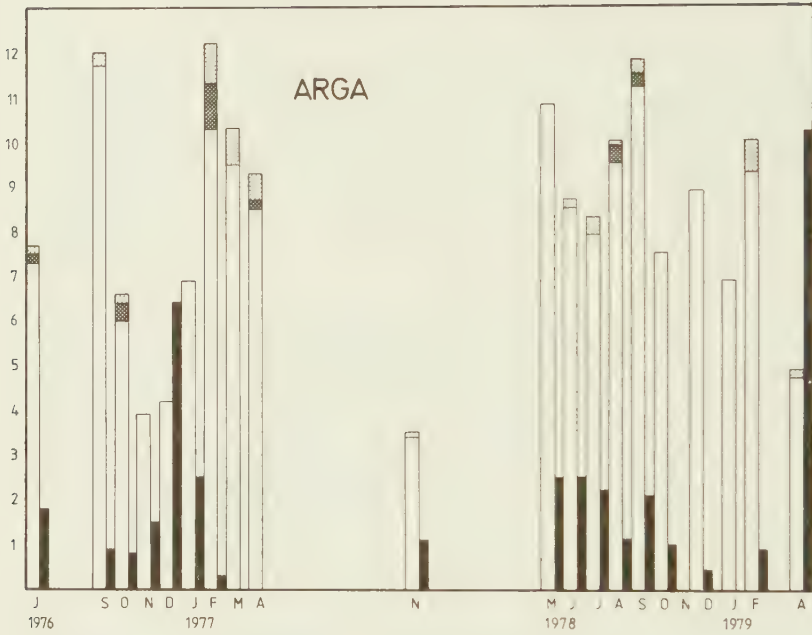


Abb. 13: Vergleich der Frequenzen von Auto- und Allogrooming.
Fortsetzung.

(1) Fellpflege umfasst die Verhaltenselemente Fellecken, Fellknabbern, Pfotenlecken, Gesichtreiben und Gesichtswaschen (Tab. 26). Diese Verhaltensweisen werden meist ausgeführt, wenn das Tier liegt oder sitzt. Besonders vor dem Aufstehen und nach dem Abliegen können lange, z. T. bis 10 min und länger dauernde Körperpflegephasen beobachtet werden. Während solch langer Körperpflegephasen legt der Irbis Pausen ein, in denen er während 15 bis 30 s das Fell nicht beleckt. Bei Schnee und Regen und auch nach dem Fressen werden vor allem die Pfoten intensiv beleckt. Nur in seltenen Fällen beleckt sich ein Irbis im Stehen, und in jedem dieser Fälle dauert die Fellpflege nur einige Sekunden.

HEMMER's (1968:218) Angabe, Irbisse würden in keinem Fall bei der Gesichtswäsche mit der beleckten Vorderpfote über Augen und Ohren streichen, ist zu absolut gefasst. In der Mehrzahl sind jene Fälle, wo sich die Tiere nur über die Nase reiben. Bei intensiver Gesichtswäsche führen sie aber die Vorderpfoten bis zu den Augen, und vereinzelt führen noch nicht jährige Irbisse die Vorderpfoten bis hinter die Ohren.

(2) Genitalkontrolle wird vom übrigen Autogrooming getrennt, um feststellen zu können, ob Beziehungen zum Paarungsverhalten bestehen. In keinem Fall findet unmittelbar nach einer Kopulation eine Genitalkontrolle statt. Eine deutliche Beziehung zwischen der Genitalkontroll-Frequenz und dem Oestrus stellte ich nicht fest.

(3) Hinterfusskratzen wird im allgemeinen während eines Unterbruchs einer Aktivitätsperiode durchgeführt. Ein gehender Irbis steht still, setzt sich und kratzt sich mit einer Hinterpfote an der vordern Körperhälfte. Gelegentlich tritt Hintefusskratzen während des Liegens auf.

Der Vergleich der Frequenzen von Auto- und Allogrooming ist aufschlussreich. Der Verlauf der beiden Kurven ist nicht gleichsinnig (Abb. 13), was darauf schliessen lässt, dass dem Allogrooming nicht dieselbe Funktion zukommt wie dem Autogrooming. Letzteres steht ohne Zweifel in direkter Beziehung zur Körperpflege, denn wenn Irbisse nass sind, z. B. an Regentagen, wenn sie nach dem Fressen blutverschmierte Pfoten haben oder im Fellwechsel sind, dann steigt die Frequenz von Autogrooming stark an. Dagegen hat Allogrooming eine wichtige soziale Funktion, es zeigt die gleichen saisonalen Frequenzänderungen wie das gesamte Sozialverhalten (3. 7. 2. 1.).

3. 7. 1. 3. Spiel

Irbisse in Zoologischen Gärten sind äusserst spielfreudig. Darin sind sich alle Autoren, die darüber schrieben, einig (BAYER 1929, IONOV 1929, zit. in OGNEV 1962, KRUMBIEGEL 1937, FREEMAN 1975, SLINDEE 1975). Praktisch das gesamte Spielverhaltensinventar, das ich an den Zürcher Tieren beobachtete, stellte DUNGERN-OBERAU (1939) an seinem handaufgezogenen Irbis fest und berichtete derart ausführlich darüber, dass ich mich an dieser Stelle kurz fassen kann. Wenn wir uns an die Einteilung des Spielverhaltens von MEYER-HOLZAPFEL (1956) halten, dann kann das Irbis-Spiel den Gruppen (1) individuelles Spiel, (2) Spiel aus dem Nahrungserwerbskreis und (3) Kampf / Flucht-Spiel zugeordnet werden.

(1) Individuelles (solitäres) Spiel: Charakteristisch für solitäres Spiel sind Verhaltensweisen, in denen die ausserordentliche Beweglichkeit der Irbisse zum Ausdruck kommt. In der Literatur wird immer wieder auf die grosse Sprungkraft dieser Tiere hingewiesen. So beobachteten SHOU CHEN HUANG (1962, zit. in SIMON & GEROUDET 1970) einen Sprung

von 9 m und OGNEV (1962) einen von 15 m (?) Weite. Spektakuläre Weitsprünge können im Zoo nicht beobachtet werden. Doch sah ich mehrmals "Ueber-Eck-Sprünge" von Männchen WALO und Weibchen ARGÄ. Sie sprangen dabei ohne Anlauf zu nehmen vor dem Wasserbecken im Raumfeld C2 (Abb. 2a) ab gegen die Wand (D2), von dort, in einer Höhe von etwa 2 m über dem Boden, direkt zur Wand über Raumfeld C1 und anschliessend wieder auf den Boden zurück. Aehnliche Sprünge machten die Jungtiere DOBRA und DALÄÄ und das Krefelder Weibchen IRINÄ.

Beim Hochsprung springt ein Irbis, ohne irgendwelche sichtbaren Vorbereitungen, aus dem Stand mehr als 1 m senkrecht nach oben. Meist folgt dem Hochsprung eine kurze Rennphase, welche die Verfolgung durch einen Artgenossen auslösen kann. Hochsprung ist eines der "auffälligen Verhaltens-elemente" (3. 7. 2. 2.).

GUGGISBERG's (1975) Aussage, Irbisse würden nicht klettern, sondern springen, trifft im allgemeinen zu. In ihrem Verbreitungsgebiet, den hochalpinen, baumlosen Regionen Zentralasiens, nützt dem Irbis ein gutes Springvermögen weit mehr als gute Klettereigenschaften. Doch im Zoo können Irbisse auch beim Klettern beobachtet werden. Besonders Jungtiere klettern an den Käfiggittern nach oben. Sie springen dabei zuerst auf eine Höhe von 1 bis 1.5 m, danach klettern sie Schritt um Schritt empor. Um dem Boden wieder zu erreichen, lassen sie sich fallen. Ausnahmsweise kann auch beobachtet werden, wie sie rückwärts nach unten klettern.

Im Zusammenhang mit dem Klettern müssen auch die Verhaltens-elemente Hängen und Aufziehen erwähnt werden, die beide vereinzelt zu sehen sind. Im ersten Fall hält sich ein Irbis mit allen vier Pfoten an einem vertikalen, oder von unten her an einem mehr oder weniger horizontalen Gegenstand (z. B. Gitter, Ast), im zweiten Fall hält er sich nur mit sei-



Abb. 14: Das Verhaltenselement Kopfseitlichdrehen tritt sowohl im Solitär- als auch im Sozialspiel auf. Mit diesem Element kann ein Irbis oft einen Artgenossen zum Spiel auffordern. Es gehört in die Gruppe der "auffälligen Verhaltenselemente".

nen Vorderpfoten an einem Gegenstand, während seine Hinterpfoten weder Boden noch irgend einen andern Gegenstand berühren. Das Vorhandensein dieser beiden Elemente zeigt, dass Irbisse über Kletterfähigkeiten verfügen.

(2) Spiele aus dem Nahrungserwerbskreis sind an ein bestimmtes Objekt gebunden oder werden von ihm ausgelöst. Hierzu gehören Beutefangspiele, in denen ein Blatt oder ein Stein vom Irbis wie Beute behandelt werden. Er belauert diese Ersatzbeute, schleicht sie an, greift sie an und "beisst sie tot". Diese Spielarten werden oft eingeleitet vom Elementkomplex Kopfseitlichdrehen / Buckelrennen (Abb. 14).

Dabei hebt das Tier eine Vorderpfote etwas hoch und dreht den Kopf zur andern Seite nach unten. Beim Buckelrennen macht es zudem eine Ortsveränderung mit konvex gekrümmter Wirbelsäule.

Irbisse in geringer Spielstimmung zeigen die Verhaltens-elemente Kopfseitlichdrehen und Buckelrennen, mit zunehmender Spielintention steigt auch die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten der Elemente Hochsprung und Rollen. WALO zeigte einmal Kopfseitlichdrehen / Buckelrennen, nachdem ihm ein Käfer über den Weg lief. Er fixierte den Käfer und buckelrannte über ihn hinweg. Diese Spielelemente werden auch als Uebersprungsverhalten ausgelöst durch Vögel in benachbarten Gehegen (Jungfernkranich) oder auf dem Besucherweg (Pfau, Perlhühner, Enten), die die Irbisse belauern.

Kopfseitlichdrehen / Buckelrennen tritt oft vor und nach sozialem Spiel oder während Unterbrüchen im sozialen Spiel auf. Häufig richtet ein Irbis eines dieser beiden Elemente auch auf Zoobesucher. Dies geschieht besonders dann, wenn das Tier in Spielstimmung ist, seine Artgenossen aber ruhen. In solchen Situationen werden Zoobesucher oder auch der Beobachter fixiert und mit Kopfseitlichdrehen / Buckelrennen zum Spiel aufgefordert. Der Irbis richtet diese Spiel-aufforderung vorwiegend an Kinder, wenn solche vor dem Käfig stehen. Die vom Zoodirektor, Dr. P. WEILENMANN, aufgezogenen CHILAS zeigte dieses Verhalten regelmässig, wenn die Pflegeeltern sie besuchen kamen.

Kopfseitlichdrehen und Buckelrennen sind zwei auffällige Verhaltensweisen. Die starke Körperbewegung während der Ausführung dieser Elemente hat eine Kommunikationsfunktion, indem sie als Spielaufforderung wirkt. Eine ähnliche Funktion hat die während des solitären Spiels häufige Schwanzgestik (Tab. 25). Ein spielender Irbis krümmt seinen Schwanz oft über den Rücken, so dass er einen $\frac{3}{4}$ -Kreis



Abb. 15: Beim Schwanzbasiszucken bewegt der Irbis den proximalen Schwanzbereich über den Rücken und wieder zurück. Der distale Schwanzteil wird passiv mitbewegt. Dem Schwanzbasiszucken folgen oft die initiativen Spielelemente Hochsprung oder Rennen.

formt (Schwanzbasiszucken, Abb. 15; Ringelschwanz). Vereinzelt folgt auf Kopfseitlichdrehen eine Vorwärtsrolle. Der Irbis lässt sich dabei über eine Schulter auf den Boden rollen und bleibt anschliessend einige Sekunden auf dem Rücken liegen.

Eine weitere Gruppe von objektbezogenen Spielen sind solche mit Wasser. Besonders Männchen WALO konnte sich damit beschäftigen, das Ablaufrohr des Wasserbeckens herauszuziehen. Irbisse tippen auch spielerisch mit ihren Vorderpfoten ins Wasser. Weiterführende Untersuchungen müssen abklären, ob

eine Beziehung hergeleitet werden kann zwischen diesen Wasserspielen und jenen Fällen, wo Irbisse Futterstücke vor dem Fressen ins Wasser werfen (3. 5.).

Ein Tier in Spielstimmung kann, wenn die Artgenossen nicht aktiv sind, mit sich selbst spielen. Dabei sind Schwanz und Hinterpfoten jene Objekte, auf die es sein Spielverhalten, besonders Tippen und Beissen, richtet.

(3) Das soziale Spiel der Irbisse wird unterteilt in die initiale Phase und das eigentliche Spiel. Vor Spielbeginn kann ein Tier einen Artgenossen belauern. Dabei kauert es hinter einem Stein, Baum, etc. nieder, senkt die Ohren seitlich und fixiert seinen Artgenossen. Bei hoher Spielintensität bewegt der lauernde Irbis seinen Kopf lateral hin und her. An vertikalen Kanten, z. B. von Schiebern, lauert er, indem er seinen Kopf soweit vorstreckt, dass er mit nur einem Auge auf sein Ziel schaut. Der Angriff auf den belauerten Artgenossen oder auch auf den menschlichen Partner erfolgt im allgemeinen erst, wenn dieser dem lauernden Irbis keine Beachtung mehr schenkt (vgl. auch DUNGERN-OBERAU 1939).

Soziales Spiel wird eingeleitet durch die Verhaltenselemente, die allgemein bei sozialen Initiativen angewandt werden (z. B. Pföteln, 3. 7. 2. 2.). Auffällig sind auch Verhaltensweisen des Angriffs während den initialen Spielphasen. Dazu gehören Anrennen und Anspringen (Tab. 23, 24). Beiden ist gemeinsam, dass das ausführende Tier sich mit grosser Geschwindigkeit dem Artgenossen nähert. Beim Anspringen wird die Strecke unmittelbar vor dem Artgenossen im Sprung überwunden. Während des Sprungs spreizt der Irbis seine Vorderbeine seitwärts ab, dies ist sehr deutlich bei Jungtieren zu sehen. Irbisse, die ein "auffälliges Verhaltenselement" (3. 7. 2. 2.) ausführen, sind besonders oft Ziel eines lauernden oder anrennenden / anspringenden Art-



Abb. 16: Während des sozialen Spiels können sich Irbisse gegenseitig bepöföten und aneinander aufrichten.

genossen.

In Tab. 10 werden die relativen Häufigkeiten von Solitär- und Sozialspiel verglichen. Die Frequenzen der beiden Spielarten verlaufen mehr oder weniger parallel, was die Folgerung zulässt, dass sowohl solitärem wie sozialem Spiel dieselbe Motivation zugrunde liegt. Es werden keine sich wiederholenden saisonalen Schwankungen in der Spielfrequenz festgestellt, es gibt somit keinen saisonalen Spiel-Zyklus (während eine Saisonalität im gesamten Sozialverhalten nachgewiesen werden kann, 3. 7. 2. 1.). Die Spielanteile am Irbis-Gesamtverhalten sind individuell verschieden. Sie werden vom Alter und insbesondere von der momentanen Tierkombination beeinflusst. Jungtiere spielen öfter



Abb. 17: Irbisse zeigen während des Sozialspiels oft auffällige Sprünge und Schwanzbewegungen.

als adulte (Abb. 16, 17). Wenn zwei Irbis-Junge zusammen sind, dann ist die Spielfrequenz grösser als wenn nur ein Jungtier im Käfig ist. Weibchen ANDRA, das älteste Tier in unserer Gruppe (Tab. 1), spielte gegen Ende der Beobachtungszeit praktisch nicht mehr solitär und nur noch wenig sozial. Die jungen Krefelder Irbisse und die beiden jüngeren Irbisse RIMSKY und MARYA von Seattle spielten häufiger als die beiden älteren NICHOLAS und ALEXANDRA (Tab. 11). Die Sozialspiel-Frequenzen der Weibchen waren im allgemeinen grösser als die Solitärspiel-Frequenzen. Im Gegensatz dazu zeigte Männchen WALO im allgemeinen mehr Solitär- als Sozialspiel.

Die hier verwendete Einteilung des Spiels in (1) individuelles, (2) Beutefang- und (3) Sozialspiel diente nur der vereinfachten Beschreibung. Abgesehen von den erwähnten Unterschieden in den Frequenzen der einzelnen Kategorien zwischen verschiedenen Alters- und Geschlechtsgruppen traten die Elemente aller drei Kategorien ohne bestimmte Reihenfolge auf.

3. 7. 1. 4. Agonistisches Verhalten

Die Verhaltenselemente des Funktionskreises 'agonistisches Verhalten' sind in Tab. 23 aufgeführt. Zu einigen dieser Elemente müssen ergänzende Bemerkungen gemacht werden. LEYHAUSEN (1973) beschrieb ausführlich die Drohformen der verschiedenen Feliden-Arten. Vertreter der Genera Panthera, Uncia und Acinonyx "lassen bei sonst gestrecktem Rücken den Brustkorb zwischen den Schulterblättern absacken ... Der mehr oder weniger tief gesenkte Kopf weicht dabei meist etwas seitlich aus der Körperlängsachse" (p. 146). Dieses Verhalten konnte ich nur einige Male bei Irbissen, die jünger als 18 mon waren, beobachten. Das übliche Drohverhalten zeigte sich vor allem in den Lautäußerungen. Die Tiere verfügen über ein Lautkontinuum, das von einem leisen, leicht mit 'Schnurren' zu verwechselnden Abwehrlaut zu sehr lautem Knurren überleitet.

Parallel zu den Abwehrlauten ändert sich die Mimik, ähnlich wie bei Hauskatzen (LEYHAUSEN 1973:Abb. 79). Während in Angriffsstimmung und beim Lauern die Ohren nach vorn gerichtet und seitlich am Kopf nach unten verschoben werden (Ohren senken), dreht das abwehrende Tier seine Ohren nach hinten (Ohren drehen). Beim direkten agonistischen Kontakt sind die Ohren beim angreifenden wie beim abwehrenden Irbis eng dem Kopf angelegt. Kann mit diesen Formen des Abwehrverhaltens ein Angriff nicht verhindert werden, dann legt sich das an-

gegriffene Tier zudem nieder. Dies geschieht immer dann, wenn der direkte physische Kontakt unmittelbar bevorsteht. Das abwehrende Tier hebt nun eine Vorderpfote und schlägt damit nach dem Angreifer.

Irbisse können Angriffe von Artgenossen verlässlich stoppen, wenn sie sich auf die Seite oder den Rücken legen. Ich sah nie angreifende Irbisse nach auf der Seite oder dem Rücken liegenden Artgenossen schlagen. Die Seiten- oder Rückenlage ist eine sichere Angriffshemmung. Dabei kann das abwehrende Tier aus der Seiten- oder Rückenlage heraus seinerseits nach dem Angreifer schlagen. Die gleiche Angriffshemmung des Rückenliegens wies SCHALLER (1967, 1972) bei Tigern und Löwen nach.

Der angreifende Irbis reagiert auf das Abwehrverhalten des Artgenossen häufig mit Wangenreiben am nächstbesten Gegenstand, oft einem Stein oder Baum in der unmittelbaren Nähe des angegriffenen Tiers. Fehlt ein geeignetes Objekt, so führt der Angreifer Wangenreiben am Boden aus. Wangenreiben in dieser Situation wird als Uebersprungsverhalten interpretiert (RIEGER 1978b), denn das wangenreibende Tier ist in einer Konfliktsituation, indem sein Angriffsverhalten durch das Seiten- oder Rückenliegen des abwehrenden Artgenossen gehemmt ist. Das Uebersprung-Wangenreiben leitet oft über zu Rollens, einem zu Wangenreiben nah verwandten Element (beide gehören in den Funktionskreis 'Imprägnieren', 3. 4.). Die Rückenlage während des Rollens hat nun ihrerseits eine hemmende Wirkung auf die abwehrenden Tatzenhiebe des angegriffenen Tiers. Bei agonistischen Interaktionen kann es somit geschehen, dass beide Tiere, Angreifer wie Verteidiger, neben einander auf dem Boden liegen (Abb. 18). Eine agonistische Interaktion, wie sie eben beschrieben wurde, findet im allgemeinen folgendes Ende: Beide Irbisse erheben sich und gehen auseinander. Das abwehrende Tier zeigt dabei weiterhin Abwehrmimik, meist legt es sich an eine geschützte Stelle und

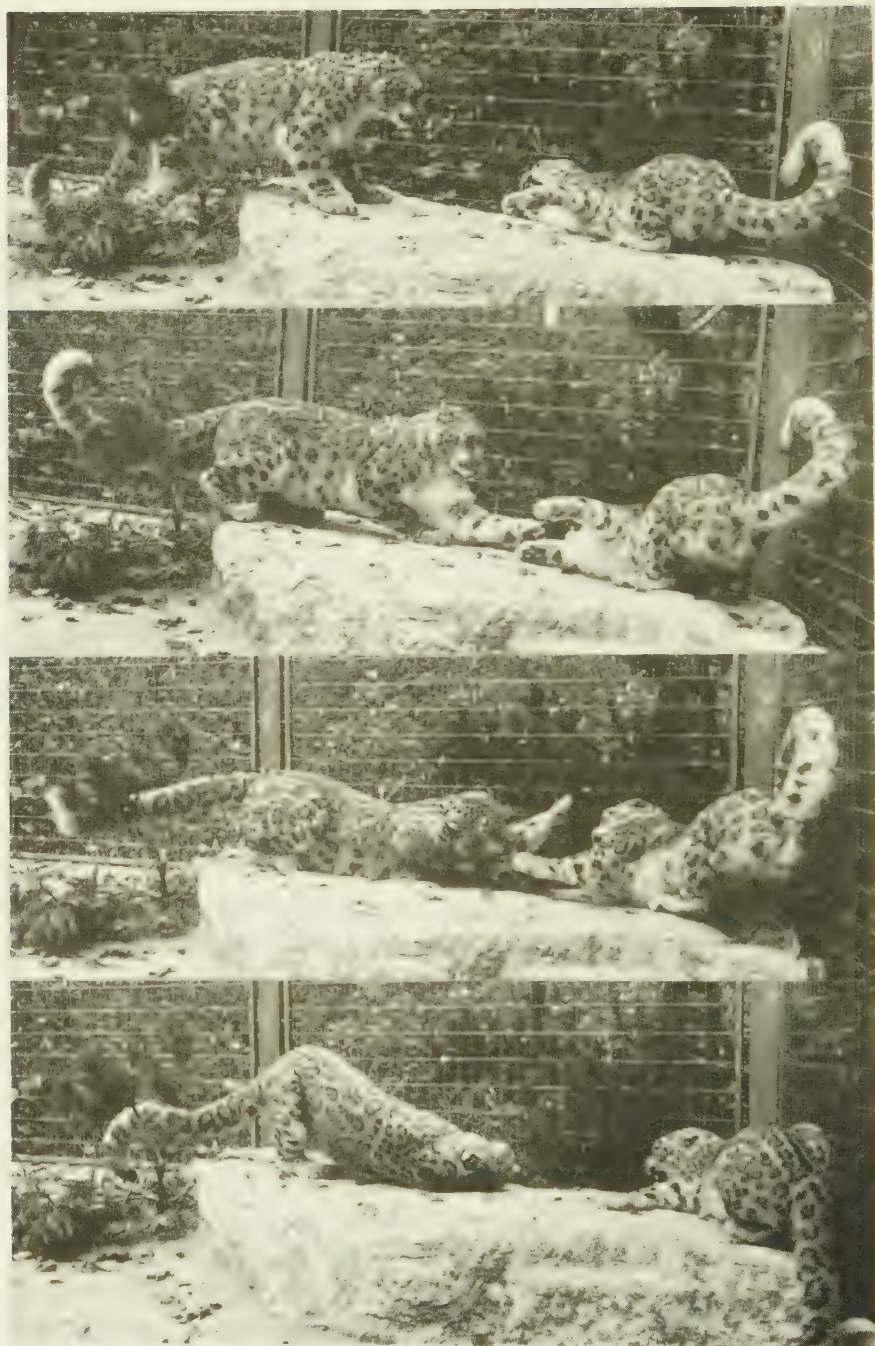


Abb. 18: Agonistische Interaktion zwischen WALO und ARG (Herbst 1976).

beginnt sein Fell zu lecken. Der Angreifer geht nur einige Schritte weg von der Stelle, wo sich die agonistische Interaktion abgespielt hat und wischt. Dabei sind die optischen Komponenten sehr ausgeprägt, die Hinterbeinbewegungen sind weit ausholend und nur die Zehen der Hinterpfoten berühren den Boden. Zudem ist die Dauer des Wischens länger als beim typischen Markier-Wischen. Man darf in diesem Fall von einem Imponier-Wischen sprechen.

Agonistisches Verhalten war bei den Irbissen des Zürcher Zoos selten (Abb. 21). Lediglich in den Monaten vor den Kopulationen in den Jahren 1977 und 1979 zeigte Männchen WALO eine erhöhte Aggressivität gegenüber den Weibchen. In den Herbstmonaten 1976 richtete WALO seine Angriffe vor allem auf Weibchen ARGÄ, zwei Jahre später war Weibchen ANDRA häufig Ziel seiner Attacken (Abb. 18). Ich versuchte festzustellen, ob es sich bei diesen Phasen erhöhter Aggressivität seitens des Männchens um eine Verhaltenseigentümlichkeit unseres Männchens WALO handelte oder ob dies in andern Zoologischen Gärten auch beobachtet werden konnte. Helen FREEMAN (pers. Mitt. 8. Mai 1979) schrieb mir, ihre Beobachtungen zeigten, dass "the highest aggression between any individuals would be between the months of December and March". Die Aggressivitäts-Phase ist in Seattle somit etwas später als in Zürich, aber in beiden Fällen ist eine zeitliche Korrelation mit der Brunft offensichtlich. Die Tiere in Seattle werden paarweise gehalten. Das Männchen kann seine Aggressivität nicht auf einen bestimmten Artgenossen richten und einen andern schonen. Ich war deshalb froh, als ich auch aus Krefeld die Nachricht erhielt, Männchen WHISKY würde in den Herbstmonaten 1979 zum einen Weibchen (IRINA) sehr enge freundschaftliche Kontakte unterhalten, die übrigen drei Weibchen aber attackieren (SCHNEIDER-MANN, pers. Mitt. 10. Okt. 1979). Eine mögliche Bedeutung dieser Aggressivitäts-Phase wird unten diskutiert (4. 1. 1.).

3. 7. 1. 5. Paarungsverhalten

Geburten fallen in die Monate April bis September, mit einem Maximum im Mai (FREEMAN 1977, BLOMQVIST 1978a). Bei einer Tragzeit von knapp 100 Tagen ergibt dies eine Brunftzeit zwischen Januar und Juni. Die meisten Kopulationen mit anschließender Gravidität finden im Januar und Februar statt, solche ohne Gravidität können auch noch später im Jahr beobachtet werden (Tab. 17).

Während des Oestrus treten einige Verhaltensänderungen auf. Die soziale Zeit (3. 7. 2. 1.) zwischen zwei Tieren steigt an, bedingt durch grössere Anteile von Begrüssung und Allogrooming am Gesamtverhalten. Gleichzeitig verkleinern sich die mittleren Abstände zwischen zwei Tieren (3. 7. 2. 3.), die Markiertätigkeit des Männchens steigt an (Abb. 8; 3. 3.), ein etwas kleinerer Anstieg der Markiertätigkeit der Weibchen ist ebenfalls zu verzeichnen, und Weibchen spritzen während der Brunft.

Weibchen werden in Abständen von etwa einem Monat östrisch, sofern sie nicht gravid wurden (Tab. 17). Während der Brunft, die zwischen zwei und zwölf Tagen dauert, sind im Verhalten der Weibchen, neben den schon genannten, weitere deutliche Verhaltensänderungen feststellbar. Sie rollen öfter und liegen mehr auf dem Rücken (FREEMAN 1975). Wenn sie allein gehalten sind, dann rufen sie ausdauernd (PETERS 1978). Sie präsentieren auch oft vor dem Männchen, d. h. sie gehen an ihm vorbei mit angehobener Schwanzbasis, so dass die Analregion exponiert ist. Das Männchen zeigt hauptsächlich in der Brunft das Verhaltenselement Analfeldschnuppern (Tab. 23). Die Ausführung dieses Verhaltens wird ihm durch das Präsentieren der Weibchen erleichtert. Nach z. T. nur kurzem Analfeldschnuppern flehmt das Männchen intensiv und ausdauernd. Harn östrischer Weibchen sucht das Männchen zielstrebig auf und schnuppert lang daran. Auch in diesen Fällen folgt inten-

sives Flehmen auf Harnschnuppern.

Es gibt kein einheitliches System zur Beschreibung von Kopulationen von Säugetieren. DEWSBURY (1972) entwarf eine Einteilung, die vier Parameter (Hängen, Beckenstösse, mehrmaliges Einführen des Penis vor der Ejakulation, mehrere Ejakulationen in einer Stunde) verwendete. Der gleiche Autor vergrösserte die Anzahl von Einteilungs-Parametern in einer neueren Arbeit (LANIER & DEWSBURY 1976) auf zwölf. Beschreibungen des Irbis-Paarungsverhaltens veröffentlichten FREEMAN (1975) und FREEMAN & BRADEN (1977), zudem sind einige quantitative Angaben in den Arbeiten von LANIER & DEWSBURY (1976), SCHALLER (1977), WITT (1978) und RIEGER & PETERS (im Druck) enthalten.

Vorliegende Informationen aus der Literatur und eigene Beobachtungen zeigen, dass individuelle Unterschiede darin bestehen, welches Geschlecht Kopulationen initiiert. In Center Hill und Seattle waren es häufiger bis ausschliesslich die Männchen (LANIER & DEWSBURY 1976, WITT 1978), in New York und Zürich waren es meistens die Weibchen (SCHALLER 1977, eigene Beob.). Die Zürcher Weibchen initiierten Kopulationen mit Köpfeheben, Prusten oder einer Ortsveränderung, bei der sie sich von dem momentanen Aufenthaltsort zu einer Stelle begaben, die für Kopulationen geeignet war. Solche Stellen waren mindestens 2 m^2 grosse, mehr oder weniger horizontale Flächen.

Vor der Kopulation nimmt das Weibchen die Kopulationshaltung (Lordosis) ein. Seine Vorderextremitäten berühren bis zu den Ellbogen den Boden, sie sind so stark angewinkelt, dass die Ellbogen hinter die Schultern zu liegen kommen. Der ganze Hinterfuss liegt auf dem Boden. Auch das Fersengelenk ist, bedingt durch ein Anwinkeln der Hinterextremität, hinter dem Becken. Zur Kopulation nähert sich das Männchen von hinten oder von der Seite dem Weibchen und übersteigt es (Abb.



Abb. 19: Irbisse kopulieren nur auf mehr oder weniger horizontalen Flächen. Das Weibchen nimmt die Feliden-typische Kopulationsnaltung (Lordosis) ein, das Männchen übersteigt es und kopuliert. Gegen Ende jeder Kopulation äussert das Männchen den charakteristischen Paarungsschrei.

19). Die Beckenstösse sind wenig ausgeprägt. Wenigstens zwei verschiedene Laute können während der Kopulation gehört werden. Das Weibchen kann unter Umständen knurren, z. T. schon vor Beginn der eigentlichen Kopulation. Das Männchen äussert am Ende jeder Kopulation den charakteristischen Paarungsschrei, man darf von einem eigentlichen Ejakulationslaut sprechen (RIEGER & PETERS, im Druck).

Keineswegs bei jeder Kopulation führt das Männchen den Paarungsbiss (Nackenbiss, ANTONIUS 1939) aus. Nur in fünf von elf Kopulationen stellte ich den Paarungsbiss fest. In diesen fünf Fällen setzte das Männchen ziemlich genau in der

Mitte der gesamten Kopulationsdauer zum Paarungsbiss an. Der Zeitpunkt der Ausführung dieses Verhaltens wurde von ANTONIUS (1943) und HEDIGER (1965) als taxonomisches Merkmal verwendet. Diesen Autoren zufolge fassen Kleinkatzen-Männchen schon vor oder gleich zu Beginn der Kopulation mit ihren Zähnen ins Nackenfell der Weibchen, Grosskatzen-Männchen tun dies erst gegen Ende der Kopulation. Irbisse entsprechen demnach in diesem Merkmal den Panthera-Arten.

Die mittlere Kopulationsdauer war bei WALO - ANDRA 14.6 s (SD: 6.7 s, n = 7; 7. Jan. 1977) und bei WALO - ARGA 12.8 s (SD: 4.3 s, n = 4; 26. Jan. 1978). Ueber die Paarungshäufigkeit wurden bisher Zahlen veröffentlicht, die nur auf sehr kurzen Beobachtungszeiten von 1 bis 2 h begründet waren. Noch nie hatte man mit Hilfe eines Tonbandgeräts die Paarungsschreiwährend mehreren Stunden aufgezeichnet. Eine entsprechende Untersuchung zeigte, dass Irbis-Kopulationen in Gruppen von bis zu 10 Kopulationen in Abständen von zwei bis zehn min auftraten. Zwischen diesen Phasen mit hoher Paarungsaktivität lagen Pausen von einer bis elf Stunden. Gegen Oestrusende kopulierten die Zürcher Irbisse nur noch ausserhalb der Zoo-Oeffnungszeit, wenn Störungen seitens der Besucher und Wärter wegfielen (RIEGER & PETERS, im Druck).

Das Verhalten der Katzenweibchen nach einer Kopulation wurde von verschiedenen Autoren beschrieben. HEMMER (1966) unterscheidet beim Leopard, Panthera pardus, vier Möglichkeiten: (1) liegen bleiben, (2) aufspringen, (3) liegend nach dem Männchen schlagen, (4) aufspringen und nach dem Männchen schlagen. Eigene Beobachtungen und Angaben aus der Literatur (FREEMAN 1975, FREEMAN & BRADEN 1977, LANIER & DEWSBURY 1976, SCHALLER 1977, WITT 1978) deuten an, dass Rollen die häufigste Reaktion des Irbis-Weibchens nach der Kopulation ist. Nur selten schlägt es mit den Vorderpfoten nach dem Männchen. Einmal stellte ich auch Krallenschärfen des Weibchens nach einer Kopulation fest.

Je nach Stimmung zwischen Männchen und Weibchen reagiert ersteres mit Wegspringen oder Verweilen nach Kopulationsende. Ist das Weibchen aggressiv, so entfernt sich das Männchen sofort. Bei nicht-aggressiver Stimmung kann es nach Kopulationsende das Weibchen belecken. WALO markierte mit dem Verhaltenselement Wischen anschliessend an sieben von zehn Kopulationen.

Beide Irbis-Gruppen des Zürcher und Krefelder Zoos (1 Männchen, 2 Weibchen) wurden nicht getrennt während der Oestren. Das nicht-brünftige Weibchen reagierte nicht auf die kopulierenden Tiere. Und auch diese schenkten dem nicht-brünftigen Weibchen keine Beachtung. Nur einige wenige Male sah ich das nicht-brünftige Weibchen sich dem kopulierenden Paar nähern, es intervenierte jedoch in keiner Weise. Einmal war die nicht-östrische ARGa den kopulierenden WALO - ANDRA so nahe, dass das Männchen den Nackenbiss zuerst an ARGa, dann an ANDRA ausführte.

Pseudokopulationen: ROSENBLATT & SCHNEIRLA (1962) beschreiben unter der Bezeichnung 'Bisexualität' bei Hauskatzen das Verhalten von Männchen, welche die weibliche Kopulationshaltung einnehmen, und Weibchen, die Männchen 'begatten'. Da ich bei Irbissen keine Bisexualität in diesem Sinne feststellte, bezeichne ich mit 'Pseudokopulation' Verhaltensweisen, bei denen ein Weibchen in der Männchen-Kopulationsrolle auftritt. In der Zürcher Gruppe war es nur Weibchen ARGa, welches Pseudokopulationen ausführte (Abb. 20). Ihre Partner waren ANDRA und DALAIA. In jedem Fall lagen diese Tiere, bevor ARGa sie zur Pseudokopulation überstieg. In allen Pseudokopulationen sass ARGa zu weit vorne, mit ihrem Becken stiess sie gegen die Lenden der Artgenossen in der Weibchenrolle. Bei Pseudokopulationen mit ANDRA zeigte ARGa nicht nur die männliche Kopulationshaltung und die Beckenstösse, sondern teilweise auch den Paarungsbiss und den Paarungsschrei. Alle diese Verhaltensweisen traten in der



Abb. 20: Bei Pseudokopulationen sitzt das Tier in der männlichen Rolle zu weit vorn (ARGA). Es berührt mit seiner Genitalregion die Lumbalregion des Tiers in der weiblichen Rolle (ANDRA), welches nicht die Kopulationshaltung (Lordosis) zeigt.

gleichen zeitlichen Reihenfolge auf wie beim normalen Paarungsverhalten.

Interessant sind die Zeitpunkte, wo ARGA Pseudokopulationen ausführte. Vom entsprechenden Verhalten der Hauskatzen ist bekannt, dass bevorzugt von östrischen Weibchen an östrischen Weibchen ausgeführt wird (PRESCOTT 1970). ARGA 'deckte' ANDRA mehrmals am 10. Februar 1977 und wiederholt zwischen dem 10. und 19. April 1979. In diesen beiden Pseudokopulationsphasen war ANDRA seit mehr als einem Monat trächtig (Tab. 17). ARGA war ebenfalls seit zwei bis drei Wochen gravid. ARGA pseudokopulierte mit DALAIA einmal am 30. Mai

1978 und am 10. Juli 1978. Ueber Brunftanzeichen bei DALAIA liegen keine Angaben vor. Es ist aber anzunehmen, dass sie damals noch nicht geschlechtsreif war. ARGA war am 21. und 22. Mai 1978 östrisch. Diese Resultate lassen vermuten, dass zwei Stadien der Fortpflanzung Pseudokopulationen auslösen können: (1) die Zeit unmittelbar nach einem Oestrus und (2) Gravidität.

3. 7. 1. 6. Mimik und Gestik

Mimik umfasst jenen Teil der optischen Ausdruckserscheinungen, den HEDIGER (1961:365) definierte als "charakteristische Veränderungen im Gebiete des Gesichts, die sich auf der sozusagen festen Architektur (Physiognomie) des Schädels abspielen". Mit Gestik "sind Ausdrucksbewegungen im Gebiete ausserhalb des Gesichtes, also des Körpers, der Extremitäten und des Schwanzes gemeint" (HEDIGER 1961:365f). Feli-den-Mimik und -Gestik im allgemeinen hat LEYHAUSEN (1967, 1973, 1978) eingehend beschrieben oder zusammengefasst. Der Mimik und Gestik von Pantherinen widmeten BOPP (1954), HEMMER (1968) und SCHALLER (1972) schriftliche und graphische Ausführungen. In den vorangegangenen Abschnitten der vorliegenden Arbeit wurden immer wieder mimische und gestische Vernaltenselemente (Tab. 25) erwähnt, die nachfolgend näher beschrieben werden.

Die Kopfregion eines Irbis ist von zentraler Bedeutung im Sozialverhalten. Alloogrooming wird bevorzugt auf den Kopf eines Artgenossen gerichtet (Tab. 9), ebenso wird Köpfchen geben auf dem Kopf, besonders die Stirn, des Artgenossen orientiert. Die Kopfform ist geschlechtsdimorph (Tab. 19), das Stirn-Fleckungsmuster ist individuell verschieden und erlaubt die Identifikation einzelner Tiere. Es ist deshalb zu erwarten, dass die Ausdruckserscheinungen an diesem Abschnitt des Tierkörpers besonders vielfältig sind. Die

Irbis-Mimik ist in vier Gruppen unterteilt:

(1) Lauern: Die sichtbaren Veränderungen am Kopf eines lauernden Irbis sind: Seitwärts gesenkte und nach vorn gerichtete Ohren. Bei intensivem Lauern bewegt der Irbis seinen Kopf hin und her, während er ohne Unterbruch sein Ziel fixiert. Im übrigen liegt ein lauerndes Tier in der Kauerhaltung.

(2, 3) Droh mimik, Abwehr mimik: Die Mimik eines drohenden und eines abwehrenden Irbis sind recht ähnlich. In beiden Fällen werden die Zähne entblösst, die Lippen gerümpft und die Ohren nach hinten gedreht. Die Mimik eines abwehrenden Irbis ist immer ausgeprägter als die eines angreifenden oder drohenden. Bei abklingender Abwehrstimmung können oft Ohrenschlagen und Kopfschütteln festgestellt werden.

(4) Konsumatorisches Gesicht: FOX (1971:37) beschrieb bei Caniden das konsumatorische Gesicht, bei dem die Ohren teilweise gefaltet und die Augen teilweise oder vollständig geschlossen sind während einer Endhandlung, z. B. Fressen, Urinieren, Defäkieren, Imprägnieren, Markieren. Das konsumatorische Gesicht konnte bei Irbissen in den eben erwähnten Situationen festgestellt werden, zudem auch während des Markierungsschnupperns (RIEGER 1978b), bei der Genitalkontrolle und bei Weibchen während der Kopulation.

(5) Flehmen: (vgl. 3. 3. 4.) Das Flehmen der Irbisse unterscheidet sich nicht vom entsprechenden Verhalten anderer Grosskatzenarten. Lippen und Nasenrücken werden gerümpft und die Zunge mehr oder weniger weit vorgestreckt. Zudem bewegen Irbisse während des Flehmens ihren Kopf in charakteristischer Weise kurz aufwärts. Das Verhalten wird unterbrochen durch Belecken der Lippen und des Rhinariums. Flehmen und Schnuppern lösen sich oft gegenseitig ab.

Die gestische Elemente im Irbis-Verhalten können in solche eingeteilt werden, die sich (1) am Rumpf und (2) am Schwanz zeigen. Zur ersten Gruppe gehören die Spielelemente Kopfseitlichdrehen und Buckelrennen (3. 7. 1. 3.) und das nur

selten beobachtete Drohen (3. 7. 1. 4.).

Schwanzhaltungen und -bewegungen von Irbissen sind schon deshalb auffällig, weil die Schwanzlänge etwa $\frac{1}{4}$ der Kopf-Rumpf-Länge beträgt (Tab. 19). Die Haltung des distalen Schwanzviertels ist individuell verschieden und eignet sich ausgezeichnet für die Identifikation der Individuen. Bei gehenden oder stehenden und gleichzeitig nicht sozial aktiven Irbissen sind die Schwanzspitzen bei WALO hängend, bei ANDRA aufgerichtet und bei ARGÄ überhängend. Die für WALO typische Schwanzspitzenhaltung 'hängend' ist nicht unfallbedingt, beispielsweise durch einen Schieber, der die Schwanzspitze einmal eingeklemmt hätte, sondern höchstwahrscheinlich vererbt, denn die gleiche Schwanzspitzenhaltung zeichnete sich bei WALO's Tochter DALAIA im Alter von 16 und bei DOBRA im Alter von 17 Monaten ab. Sie wurde ebenfalls beim Münchner Weibchen VIRVE und beim Krefelder Weibchen SCHIRIN festgestellt.

SCHALLER (1972) und LEYHAUSEN (1973) vermuten, jungeführende Feliden-Weibchen würden ihre Schwanzspitze stärker dorsal einrollen als ihre nicht-jungeführenden Geschlechtsge-nossen. Mit dem Einrollen der Schwanzspitze exponieren sie die helle Unterseite, die den nachfolgenden Jungen als optische Orientierungshilfe dienen soll. Ich verfüge über zu wenig vergleichende Beobachtungen an einer grösseren Anzahl Irbis-Weibchen, um SCHALLER's und LEYHAUSEN's Vermutung für diese Art bestätigen / verwerfen zu können. Auf jeden Fall gibt es bei beiden Geschlechtern solche mit hängender und solche mit stark eingerollter Schwanzspitze. Und eine auffallende Änderung in der Schwanzspitzenhaltung von jungeführenden Irbis-Weibchen stellte ich nicht fest.

Irbisse haben weder beim Fressen noch beim Ruhen eine typische Schwanzhaltung. Einzig bei kaltem Wetter liegen sie eng eingerollt und legen ihren Schwanz um den Körper (3. 1.).

Die Haltung selbst hat kaum gestische Wirkung, aber sie wird auf deutlich sichtbare Art eingenommen: bevor ein Tier seinen Schwanz um den Körper legt, richtet es ihn mehr oder weniger senkrecht auf und legt ihn anschliessend seitlich an den Körper.

Adulte Tiere liegen selten in Körperkontakt nebeneinander (vgl. 3. 7. 2. 3.). Es konnte jedoch einige Male beobachtet werden, wie ein Irbis sich neben einen Artgenossen und seinen Schwanz über dessen Körper legte (Abb. 22). In diesen Fällen darf angenommen werden, dass der Irbis mit seinem Schwanz taktilen Kontakt zum Artgenossen suchte, ähnlich wie es SCHLOETH (1956) bei Leoparden, Panthera pardus, und SCHALLER (1972) bei Löwen, Panthera leo, beobachten konnten. Die grosse Schwanzlänge (Tab. 19) ermöglicht einem unterlegenen Irbis, mit einem überlegenen Artgenossen in Kontakt zu treten, ohne sich selbst allzu sehr zu gefährden, indem er dessen Schwanz beleckt oder bepfötelt. Damit kann das unterlegene Tier die Reaktion des andern prüfen und sich dementsprechend verhalten, d. h. sich zurückziehen oder den Sozialkontakt intensivieren.

Als weitere wichtige gestische Verhaltenselemente müssen Schwänzeln, Schwanzspitzenzucken, Schwanzbasiszucken (Abb. 15), Ringelschwanz und Präsentieren (Tab. 25) genannt werden. Die drei letzterwähnten Elemente erscheinen besonders bei der Einleitung spielerischer Interaktionen (3. 7. 1. 3.) und bei Begrüssungen (3. 7. 1. 1.). In Situationen, in denen ein Irbis intensiv ein Objekt fixiert, z. B. beim Lauern, wird oft die Schwanzspitze rhythmisch vertikal ein- und entrollt. Schwänzeln wird nur während der Defäkation (3. 6.) beobachtet.

3. 7. 1. 7. Lautäusserungen

Ueber Irbis-Laute haben verschiedene Autoren berichtet, doch sind mir nur zwei Arbeiten bekannt, in denen mit Hilfe von Sonagrammen Analysen vorgenommen wurden (PETERS 1978, RIEGER & PETERS, im Druck). Mit den nachfolgenden Erläuterungen sollen einige Lautformen ergänzend beschrieben werden.

Der Mauzer-Hauptruf (PETERS 1973) ist der häufigste Laut, der meist bei allein gehaltenen oder frisch getrennten Individuen gehört wird. Zudem ruft ein Muttertier oft nach seinen Jungen, wenn es sie nicht sieht, oder wenn der ganze Wurf umgekommen und entfernt worden ist (SCHNEIDERMANN, pers. Mitt.). Eine Steigerung in der Ruftätigkeit wird auch während der Brunft beobachtet.

Im Lauf der dreijährigen Beobachtungszeit konnte ich Männchen WALO nur einmal kurz brüllen hören. Aufgrund der Terminologie von PETERS (1978) dürfte es sich um eine kurze Rufreihe, bestehend aus drei bis vier Nachstössern, gehandelt haben. Leider war es nicht möglich, den völlig unerwartet auftretenden und keiner bestimmten Verhaltenssituation zuordenbaren Laut, den das Tier sitzend äusserte, auf Tonband aufzuzeichnen und klangspektrographisch zu analysieren.

POCOCK (1916a) äusserte die Vermutung, der Zungenbeinbau stehe in Zusammenhang mit der Brüll-, rsp. Schnurrfähigkeit der Feliden. Ein ligamentöses Epihyale fand er nur bei den 'Brüllkatzen' (Panthera sp.), bei den 'Schnurrkatzen' (Felinae) war das Epihyale verknöchert. Leider konnte POCOCK nur ein Zungenbein eines nicht ausgewachsenen Irbis-Männchens untersuchen, bei dem das Epihyale nicht verknöchert, sondern ligamentös, war. Es hätte daher immer noch die Möglichkeit bestanden, dass die bindegewebige Epihyale-

Brücke erst mit zunehmendem Alter verknöcherte. Diese Vermutung fand darin eine vorläufige Bestätigung, dass POCOCK nie einen Irbis brüllen hörte.

HEMMER (1966) und PETZSCH (1969) sprechen den Irbissen jede Brüll-Fähigkeit ab. Dafür sind beide Autoren der Ansicht, Irbisse würden laut und anhaltend schnurren. ENCKE (1966) hörte ein allein gehaltenes Weibchen in der Brunft schnurren. Eigene Beobachtungen sowie diejenigen von FREEMAN (pers. Mitt.) und SCHNEIDERMAN (pers. Mitt.) bestätigten jedoch, dass die Tiere gelegentlich brüllen, wenn auch sehr viel seltener als die andern Pantherinen. Anhaltendes und lautes Schnurren konnten aber FREEMAN (pers. Mitt.), PETERS (pers. Mitt.), WEILENMANN (pers. Mitt.) und der Autor nicht feststellen. Jene Lautäußerung, die dem Schnurren einer Kleinkatze am nächsten kommt, möchte ich als leiseste Form des Knurrens bezeichnen, denn diese Schnurren-ähnliche Lautäußerung leitet stufenlos in lautes Knurren über. Ähnlich beschrieb DUNGERN-OBERAU (1939) einige Irbis-Laute.

Dr. Joep WENSING untersuchte für mich das Zungenbein eines ausgewachsenen Irbis-Männchens, das im Burgers Zoo, Arnhem, starb, und fand einen anatomischen Bau, der dem der Panthera-Zungenbeine entspricht. Die heute vorliegenden ethologischen und anatomischen Daten zu den Merkmalen Brüllen - Schnurren erlauben, den Irbis in die gleiche Gruppe wie die Panthera-Arten zu stellen.

Prusten ist eine Lautäußerung, die wir vor allem vom Tiger, Panthera tigris, kennen. Sie wird in direkten Zusammenhang mit dem Begrüßungsverhalten gebracht, so dass einige Autoren von einem 'Begrüßungsprusten' sprechen (HEMMER 1964, 1966, 1968, HEDIGER 1965, FREEMAN 1975). Die relativen Häufigkeiten des Prustens sind individuell sehr verschieden (Tab. 12), Männchen WALO prustete nur

sehr selten, die Weibchen häufiger. Neben der Individualität beeinflussen andere Faktoren die Prusten-Frequenz. Hier sind vor allem die Jahreszeit und die Tierkombination zu nennen. Mit dem winterlichen Anstieg der sozialen Zeit (3. 7. 2. 1.) steigt auch die Prusten-Frequenz an. Die Anwesenheit von WALO, auf den ein grosser Teil des Prustens orientiert wird, ist verantwortlich für eine weitere Steigerung der Prusten-Frequenz.

Irbisse prusten nicht ausschliesslich in einem ganz bestimmten Verhaltenszusammenhang. Die nachfolgend aufgezählten Situationen, in denen diese Lautäusserung gehört wurde, legen nahe, dass Prusten mit der allgemeinen Bezeichnung 'Beschwichtigungsverhalten' am besten charakterisiert wird: (1) Irbisse prusten bei sozialen Initiativen, (2) sie prusten oft im Anschluss an agonistische Interaktionen, (3) mit Prusten nimmt ein Weibchen Kontakt zu seinen Jungen auf, insbesondere dann, wenn diese verunsichert sind. Mit zunehmendem Alter der Jungen prusten die Mütter weniger. (4) Irbisse prusten oft, wenn ein Artgenosse ein "auffälliges Verhaltenselement" (3. 7. 2. 2.) ausführt, (5) bei agonistischen Auseinandersetzungen zwischen zwei Tieren kann ein drittes mit Prusten intervenieren. (6) Irbisse prusten oft, nachdem sie Markierungsstellen von Artgenossen olfaktorisch kontrolliert haben. (7) Weibchen ANDRA prustete häufig während der Defäkation. (8) In seltenen Fällen richten die Tiere diese Lautäusserung auf ihnen bekannte Zoo-besucher oder den Beobachter.

Mit dem Prusten ist eine Kopfbewegung korreliert: während der Lautproduktion wird der Kopf nach oben bewegt. Sehr oft kann Prusten an dieser charakteristischen Bewegung erkannt werden, ohne dass man den Laut hört. Anhand dieser Kopfbewegung ist es auch möglich zu bestimmen, auf welches Tier Prusten gerichtet wird, nämlich jenes, auf welches die Aufwerfbewegung des Kopfes hin orientiert ist. Prusten

wird z. T. über Distanzen von mehr als 10 m eingesetzt. Während Männchen WALO selbst wenig prustete, orientierten die Weibchen und die heranwachsenden DOBRA und DALAIA ihr Prusten vor allem auf das Männchen.

3. 7. 1. 8. Mutter - Kind - Verhalten

Es würde den Rahmen dieser Arbeit überschreiten, wenn ich versuchte, das Fortpflanzungsverhalten der Irbisse umfassend zu beschreiben. Da dieser Tierart in letzter Zeit besondere Aufmerksamkeit geschenkt wird (Zuchtbuch, regelmässige Symposien über Zucht und Zuchtprobleme in Zoologischen Gärten), wissen wir immer mehr und genaueres über diesen Teil der Irbis-Biologie. Dennoch liegen eigentliche Verhaltensbeobachtungen von Muttertier und Neugeborenen bisher nicht vor. Der Autor durfte zusammen mit dem Zürcher Zoodirektor Dr. P. WEILENMANN die Aufzucht des 3. und 4. Wurfes von Weibchen ANDRA in den Frühjahren 1979 und 1980 beobachten.

Wir verwendeten dazu eine Infrarot-TV-Anlage, die es erlaubt, die Vorgänge in der Aufzuchtboxe vor, während und nach der Geburt auf einem TV-Monitor genau zu verfolgen und gleichzeitig auf Magnetband aufzuzeichnen, ohne dass dadurch das Weibchen gestört worden wäre. Einige der von uns gemachten Beobachtungen, über die an anderer Stelle ausführlich berichtet werden soll, darf ich hier vorwegnehmen.

Die Aufzuchtboxe war mit Stroh ausgekleidet. Wir fanden keine Anzeichen dafür, dass das Weibchen mit seinen Bauchhaaren ein Nest bildete, wie dies HAGENBECK (1908) und KRUMBIEGEL (1937) beobachteten. Wir konnten auch nicht, im Gegensatz zu KRUMBIEGEL, die Zitzen sehen. ANDRA's Zitzen blieben immer im dichten Fell versteckt.

Das Verhalten der je drei Jungen änderte sich in den ersten

vier Wochen wenig. Sie ruhten und saugten. Am 16. d begannen sie mit den ersten Gehversuchen. Die bei Geburt geschlossenen Augen und Ohren öffneten sich am 9. und 11. d. Erste Anzeichen von Autogrooming beobachteten wir am 13. d. Im Alter von vier Wochen waren die Jungen so mobil, dass sie die 15 cm hohe Schranke zwischen Aufzuchtboxe und dem anschliessenden Innenkäfig überwinden konnten. Während Weibchen ANDRA schon in der zweiten Woche nur noch 60 % der Beobachtungszeit in der Aufzuchtboxe war, blieben die Jungen bis ins Alter von vier Wochen dauernd drin.

Danach änderte sich das Jungenverhalten sehr rasch. Sie hielten sich nicht nur in zunehmendem Mass im Innenkäfig auf, sondern sie begannen auch unter sich und mit ihrer Mutter Sozialkontakte aufzunehmen. Im Sozialverhalten zwischen Mutter und Jungen überwog Allogrooming, ausgeführt von ANDRA an den Jungen. Dabei wurde als neues Element 'Anallecken' beobachtet (ein Tier beleckt die Bauch- und Anogenitalregion eines Artgenossen). Die Jungen richteten vor allem Pföteln und in seltenen Fällen auch Spielelemente auf ihre Mutter. Der mütterliche Schwanz war ein beliebtes Spielobjekt. Im Verhalten zwischen den Jungen wurde Pföteln als häufigstes Element festgestellt, gefolgt von Spielverhaltensweisen wie Umarmen, Anspringen, Beissen (Tab. 24, 25).

Diese Verhaltensbeobachtungen wurde abgebrochen, als die Jungen sieben Wochen alt waren.

Ich möchte diesen Abschnitt über Zucht und Aufzucht mit einem kurzen Ueberblick über die ersten Individuen in Zoologischen Gärten und ihre Zuchterfolge abschliessen. Es ist nicht eindeutig klar, wann das erste lebende Tier in einem europäischen Zoo anlangte (RIEGER, im Druck). GRIFFITH (1827) erwähnte ein Tier, das 1824 in der Tower Menagerie London weilte. Aber aufgrund der Darstellung dieses Individuums

von C. H. SMITH bestehen berechtigte Zweifel, ob es sich hier wirklich um einen Irbis handelte oder um eine Panthera pardus-Unterart, z. B. saxicolor. Letztere Vermutung wird durch den Herkunftsort, den Persischen Golf, bestätigt. Zudem erwähnt BENNET (1829) in seinem Buch über die Tiere in der Tower Menagerie keinen Irbis. 1851 soll ein Irbis in Antwerpen gehalten worden sein (JONES 1973) und 1864 ein weiteres Tier wieder in der Tower Menagerie London (KRUMBIEGEL 1937). Zu beiden Individuen fand ich keine zusätzlichen Hinweise, die ihre Existenz bestätigt hätten. 1871 lebten zwei Irbisse im Zoologischen Garten von Moskau (BREHM 1890, KRUMBIEGEL 1937), und 1891 traf ein Tier aus Bhutan im Regent's Park London ein (LYDEKKER 1895, MARSHALL 1909, GLEISS 1967, BLOMQVIST 1978b), das aber nach wenigen Wochen starb. Von 1894 bis 1897 lebte ein weiteres Tier wieder im Regent's Park (LYDEKKER 1895, BLOMQVIST 1978b).

Nach der Jahrhundertwende gelangten immer mehr Irbisse in westeuropäische Zoos. Und die Dauer ihrer Aufenthalte, die im vorangegangenen Jahrhundert auf wenige Wochen beschränkt war, wurde durch verbesserte Haltungsbedingungen immer länger. Zudem konnten erste Zuchterfolge vermerkt werden. 1905 kamen mehrere Individuen in verschiedene europäische Zoos, zwei trafen in Amsterdam ein (BREE, pers. Mitt.), eines kam nach Breslau (GLEISS 1967), ein anderes nach Berlin (KRUMBIEGEL 1937) und ein Männchen nach Hamburg (HAGENBECK 1908, KRUMBIEGEL 1937). Dem Hamburger Männchen wurde 1906 ein Weibchen zugesellt, das im gleichen Jahr zwei Junge warf (Tab. 20). 1909 kamen mit einem Tiertransport aus Sibirien fünf Irbisse nach Europa, drei gingen in den Zoo von Breslau, zwei nach Kopenhagen (GLEISS 1967).

Aus Platzgründen ist es unmöglich, auf die Zuchterfolge detailliert einzugehen. Aber ein Aspekt der Irbis-Zucht verdient erwähnt zu werden. In allen Zoologischen Gärten wird das Männchen vor der Geburt und während der ersten Wochen /

Monate danach von Weibchen und Jungen getrennt (RIEGER 1978a). Es sind mit nur fünf Fälle bekannt, in denen das Männchen bei Geburt und Aufzucht anwesend war (Tab. 20). In keinem dieser Fälle gab es Anzeichen dafür, dass der Vater seine Nachkommen direkt schädigen würde. Im Gegenteil, das Männchen nahm in wenigstens zwei Fällen aktiv an der Aufzucht teil. PUSCHMANN (1975) empfahl wohl deshalb, bei Weibchen, die möglicherweise ihre Nachkommen gefährden könnten, das Männchen nicht abzutrennen.

3. 7. 2. Dyadenbeziehungen

Während bisher das Irbis-Verhalten als solches genauer beschrieben wurde, sollen in diesem Kapitel die Beziehungen zwischen zwei Irbissen etwas näher erläutert werden anhand (1) der sozialen Zeit, (2) der sozialen Initiative und (3) der mittleren Abstände zwischen zwei Tieren.

3. 7. 2. 1. Soziale Zeit

Der Begriff 'Soziale Zeit' wurde von KUMMER & KURT (1965:7) eingeführt. Die soziale Zeit entspricht dem Prozentanteil von Beobachtungseinheiten, in denen wenigstens ein soziales Verhaltenselement auftritt. In unserem Fall sind die Beobachtungseinheiten die 15-Sekunden-Intervalle. Bei der Berechnung der sozialen Zeit zwischen zwei Irbissen werden nur die Verhaltenselemente des direkten Kontakts (Tab. 23) verwendet. Treten während einer sozialen Interaktion in einem 15-Sekunden-Intervall Verhaltenselemente aus verschiedenen Funktionskreisen auf, dann wird das Intervall dem Funktionskreis zugeordnet, dem das Verhalten des Initiators der sozialen Interaktion angehört.

Zur Berechnung der 100 % - Basis werden nur diejenigen 15-Sekunden-Intervalle gezählt, in denen beide Tiere der zu untersuchenden Dyade gleichzeitig im grossen Aussenkäfig sind (Abb. 2a). Dies bereitete bis Mai 1978 keine Schwierigkeiten, denn die Irbisse waren während der Beobachtungszeit nur im Aussenkäfig, die Zugänge zum Tierhaus und den hinteren, den Zoobesuchern nicht zugänglichen Aussenkäfigen waren verschlossen. Zwischen Mai und Oktober 1978 wurden diese zusätzlichen Aufenthaltsräume für die damals fünf gemeinsam gehaltenen Irbisse geöffnet.

Ein Vergleich der sozialen Zeiten der Irbisse des Zürcher Zoos erlaubt folgende Feststellungen (Abb. 21): (1) Die sozialen Zeiten schwanken saisonal. In den Monaten vor und während der Kopulationen und gegen Ende der Gravidität ist die soziale Zeit relativ hoch. Eine sehr hohe soziale Zeit zwischen Weibchen und Jungtier wird kleiner mit zunehmendem Alter des Jungtiers. (2) Die Frequenzen von sozialem Verhalten variieren von Dyade zu Dyade. Am höchsten ist die soziale Zeit zwischen Mutter und Kind, vor allem im ersten Lebensjahr. Sie ist etwas geringer zwischen adulten Weibchen. Noch kleiner ist die soziale Zeit zwischen Männchen und Weibchen, die zudem neben der starken Saisonalität noch von individuellen Sympathien / Antipathien geprägt ist. Am wenigsten Sozialkontakt besteht zwischen dem Männchen und den Jungtieren. (3) Auch die relativen Anteile der fünf sozialen Funktionskreise variieren je nach Dyade und Saison. Erwartungsgemäss sind zwischen den Jungtieren und zwischen Weibchen und Jungen Spielkontakte die häufigsten Formen von Sozialverhalten. In der Weibchen - Weibchen - Dyade ist neben dem Spielverhalten auch Allogrooming sehr häufig. Während im Verhalten zwischen den Weibchen und zwischen Weibchen und Jungen agonistisches Verhalten nur sporadisch oder gar nicht festgestellt wird, ist agonistisches Verhalten in den Beziehungen Männchen - Weibchen und Männchen - Jungtier relativ häufig, verglichen mit der

Abb. 21: Sozialverhalten der Irbisse in Zürcher Zoo zwischen Juni 1976 und April 1979 (Abszisse). Die Abbildung zeigt von oben nach unten folgende 4 verschiedenen Dyaden-Parameter:

(1) MITTLERER RUHE-ABSTAND (schraffierte Balken) und Standardabweichung (vertikale Gerade). Ordinate am linken Bildrand (Einheit: Meter).

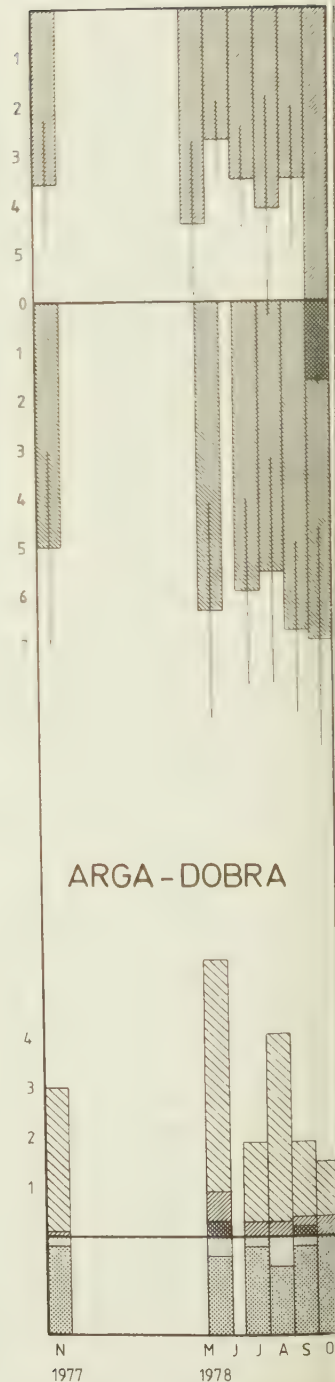
(2) MITTLERER AKTIVITAETS-ABSTAND (schraffierte Balken) und Standardabweichung (vertikale Gerade). Ordinate am linken Bildrand (Einheit: Meter).

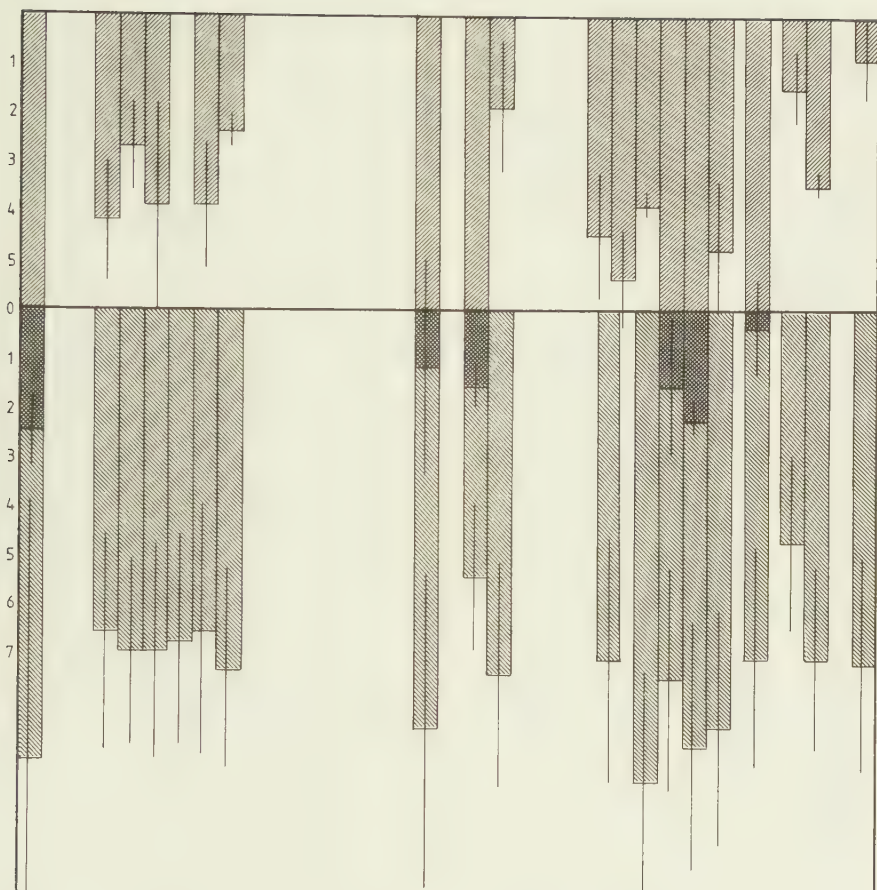
Bei mittleren Ruhe-Abständen, die grösser sind als 6 m, überschneiden sich die Histogramm-Balken von Ruhe- und Aktivitäts-Abständen.

Zwischen den mittleren Abständen und der sozialen Zeit sind die beiden Individuen genannt, deren Dyaden-Parameter dargestellt sind.

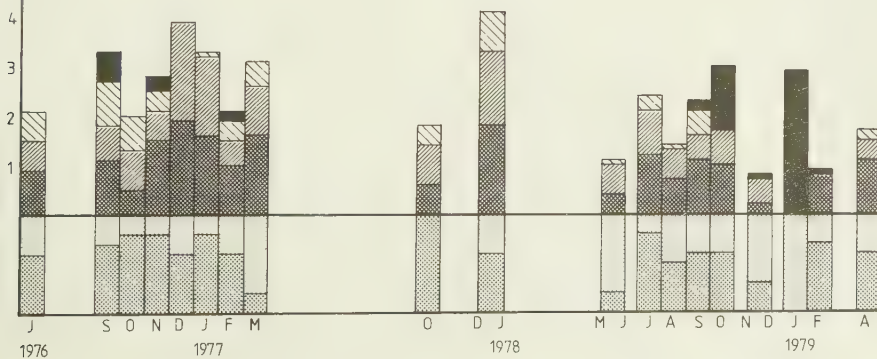
(3) SOZIALE ZEIT. Begrüssungsverhalten (kreuzweise schraffiert), Allogrooming (eng schraffiert), soziales Spiel (weit schraffiert), agonistisches Verhalten (schwarz). Ordinate am linken Bildrand (Einheit: Prozent).

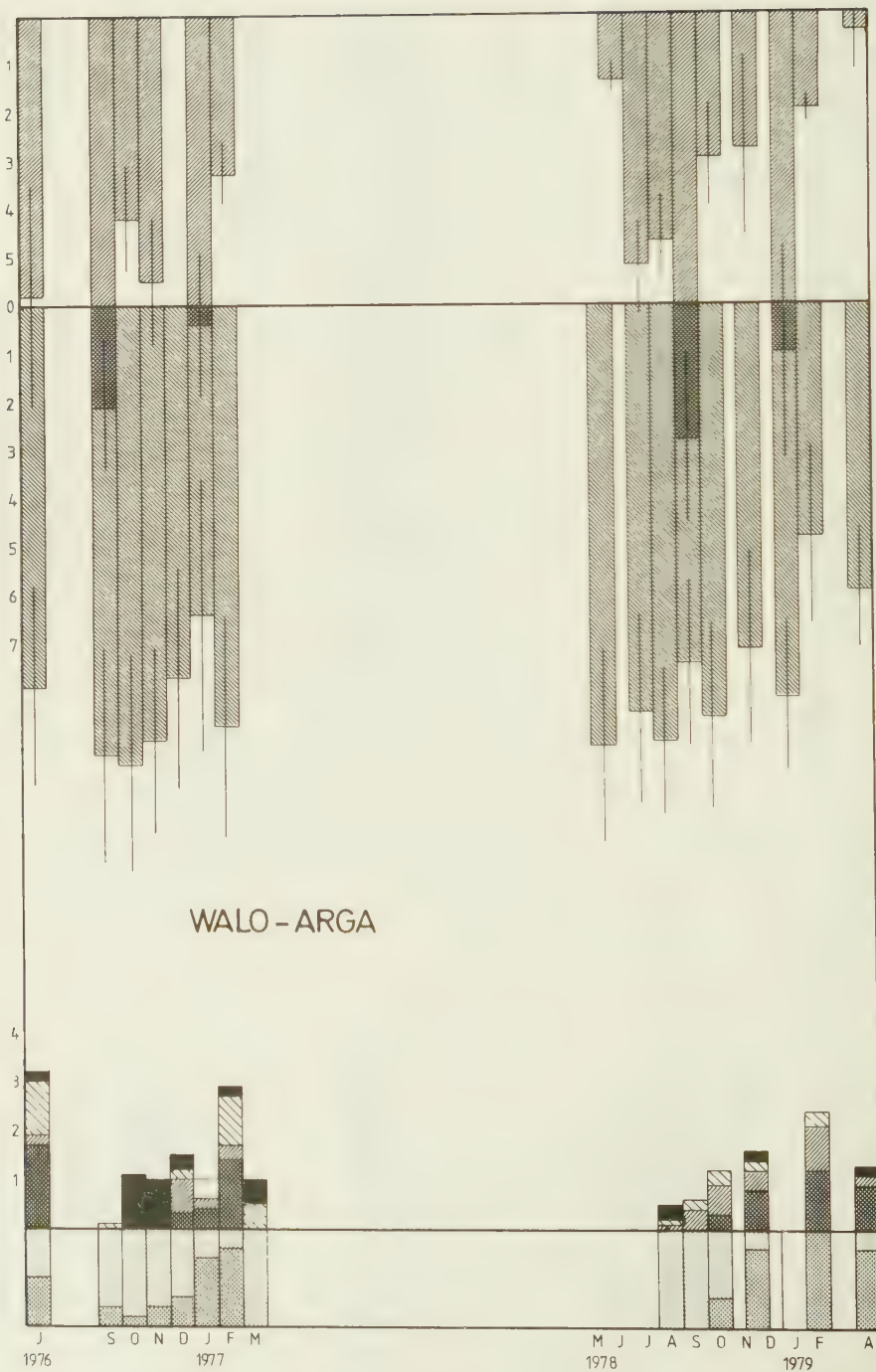
(4) SOZIALE INITIATIVE. Die Anteile des hellen (erstgenanntes Tier der Irbis-Dyade) und des dunklen (zweitgenanntes Tier der Dyade) Rasters am gesamten Balken sind proportional zu den Anteilen von sozialen Initiativen.

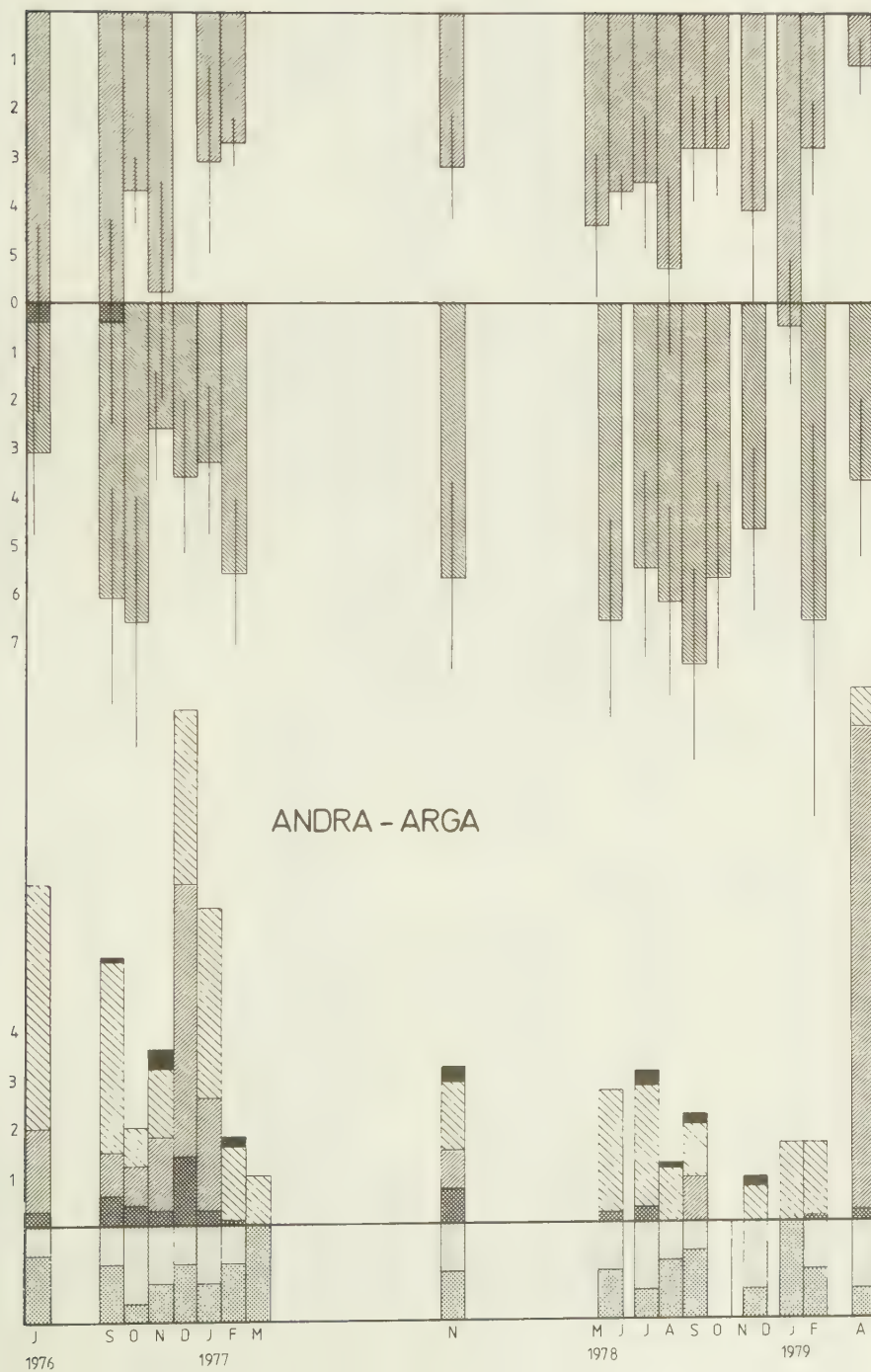


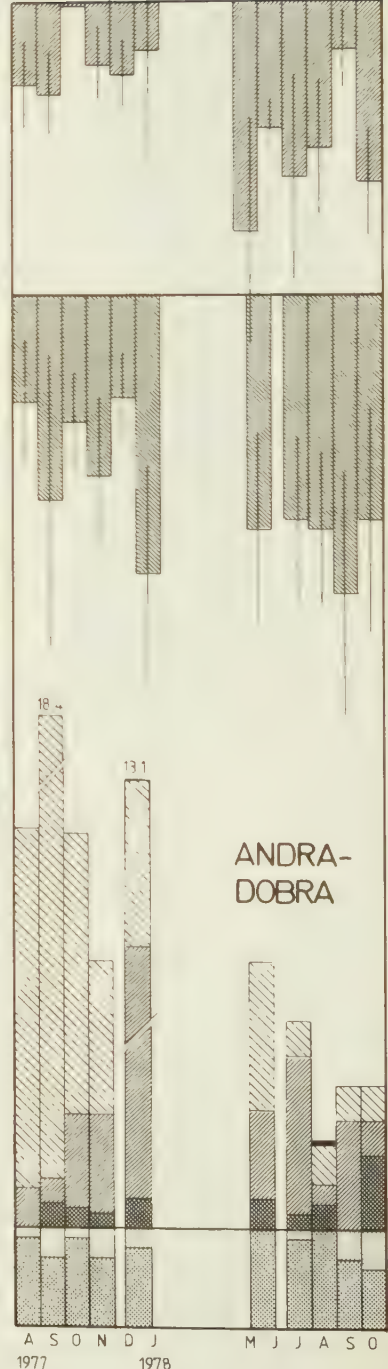
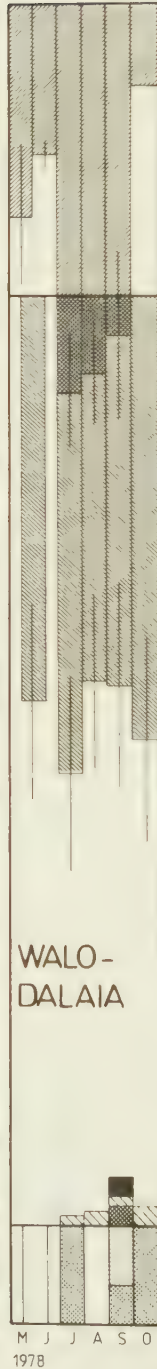
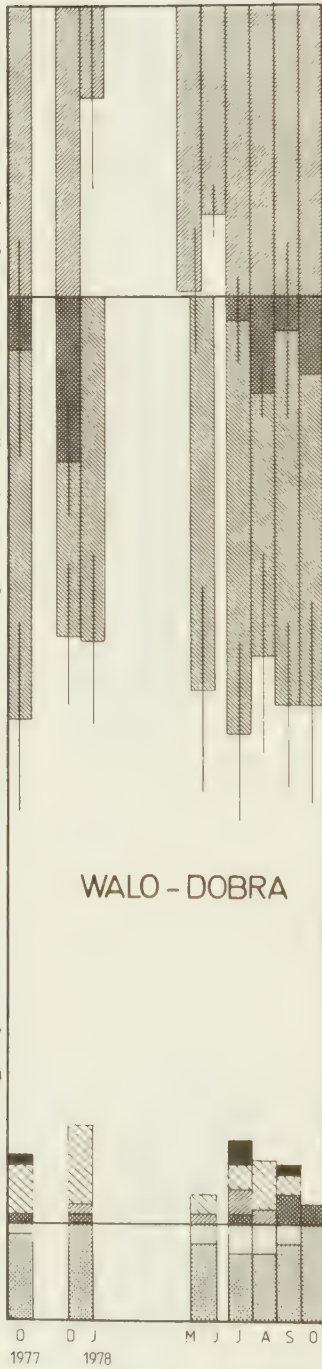


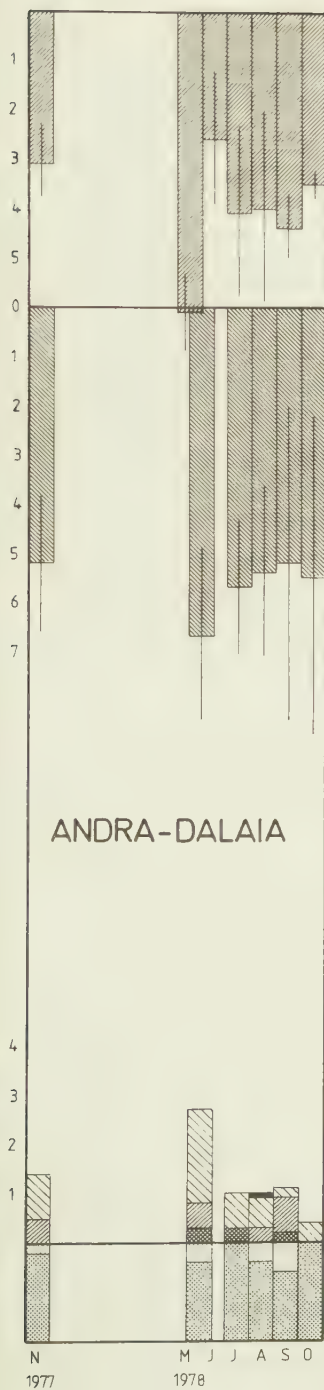
WALO - ANDRA











gesamten sozialen Zeit in diesen Dyaden.

3. 7. 2. 2. Soziale Initiative und "auffällige Verhaltensweisen"

Als Initiator einer sozialen Interaktion wird jenes Tier bezeichnet, das zu einem Artgenossen in Sozialkontakt tritt, ohne dass die beiden Tiere im vorangegangenen 15-Sekunden-Intervall miteinander interagiert hätten. Bei Begrüssungsverhalten und Allogrooming ist immer ein Irbis deutlich als Initiator zu erkennen. Er geht zielstrebig auf den Partner zu und begrüsst oder beleckt ihn.

Eine Gruppe von Verhaltenselementen, die als "auffällige Elemente" bezeichnet werden, kann unter anderem Grund für eine soziale Initiative sein. Zu diesen Verhaltenselementen werden gezählt: Aufrichten, Flehmen, Harnschnuppen, Defäkieren, Krallenschärfen, 'Ueber-Eck-Sprung' (3. 7. 1. 3.), "Verscharren", Tiefstrecken und Hinterpfotenauswischen. Sie lösen Sozialverhalten aus, indem ein Irbis spielerisch zu einem Artgenossen geht, der eines dieser Elemente zeigt.

Ein weiteres Verhaltenselement, diesmal ausgeführt vom Initiator selbst, spielt während der ersten Phase einer sozialen Interaktion eine wichtige Rolle. Mit Pföteln testet ein Irbis die Spielbereitschaft seiner Artgenossen. Zuweilen konnte beobachtet werden, wie ein Jungtier eine eigentlich "Testreihe" durchführte, es lief von Artgenosse zu Artgenosse und bepötelte jeden, bis einer auf diese Aufforderung reagierte.

In Abb. 21 sind auch die Anteile der sozialen Initiative, die jedem Partner einer Dyade zufielen, angegeben. Die Resultate lassen folgenden allgemeinen Schluss zu über den Initiator einer Interaktion: (1) Weibchen initiieren häu-

figer Sozialverhalten als Männchen, (2) Juvenile sind initiativer als adulte Artgenossen. Von diesen beiden Regeln wurde in bestimmten Fällen abgewichen: Männchen WALO initiierte mehr als die Hälfte aller sozialer Interaktionen einer Dyade in den Phasen vor der Brunft, in welcher die Aggressivität zwischen dem Männchen und jeweils einem der beiden Weibchen ANDRA oder ARGA stark anstieg (3. 7. 1. 4.).

Je nach Irbis-Dyade und Initiator unterscheiden sich auch die initialen Verhaltensweisen (Tab. 13). Männchen WALO benützte in mehr als der Hälfte aller Fälle Verhaltens-elemente aus den Funktionskreisen Begrüssung und Allogrooming, um mit Weibchen ANDRA in Kontakt zu treten. Den Kontakt mit Weibchen ARGA initiierte WALO mehrheitlich mit agonistischen Verhaltenselementen. Die beiden Weibchen leiteten den Kontakt zum Männchen vor allem mit Begrüssungs- und Spiel-Verhaltenselementen ein, den Kontakt untereinander begannen sie meist mit Spiel-Elementen.

Die soziale Attraktivität wird berechnet als Quotient aus den Initiativen, die auf einen bestimmten Irbis gerichtet werden und den Initiativen, die dieser selbst ausführt. Die so berechneten Attraktivitäten (Tab. 14) zeigen, dass Jungtiere deutlich weniger attraktiv sind als adulte. Unter letzteren erreichen die Männchen die grössten Attraktivitätswerte.

3. 7. 2. 3. Mittlerer Abstand

Irbisse sind weder ausgesprochene Kontakt- noch Distanz-Tiere im Sinne HEDIGER's (1941). Ihr intraspezifisches Distanzverhalten kann deshalb nicht mit einer Individual- und Sozialdistanz beschrieben werden. Statt dessen verwende ich den mittleren Abstand, um Aussagen über die geometrischen Beziehungen zwischen zwei Individuen machen

zu können.

Der mittlere Abstand zwischen zwei Irbissen wird berechnet als Mittelwert der Abstände der Mittelpunkte der Raumfelder, in denen sich die Irbisse zu Beginn jedes 15-Sekunden-Intervalls befinden. Die dazu verwendeten Raumfelder (Abb. 2a) sind nicht grösser als 4 m^2 . Die Irbisse selbst haben eine Kopf-Rumpf-Länge von etwas mehr als 1 m (Tab. 19). Damit ist die beschriebene Berechnung des mittleren Abstands zwischen zwei Tieren eine recht gute Annäherung.

Bei der Berechnung der mittleren Abstände unterscheide ich zwischen Aktivität und Ruhe. Analog zur Bestimmung der Aktivität (Abb. 3, 4) wird auch hier als Parameter das Verhaltenselement Liegen verwendet. Zur Berechnung des mittleren Abstands zweier aktiver Irbisse werden jene 15-Sekunden-Intervall benutzt, in denen beide Tiere nicht liegen, während Intervalle, in denen beide liegen, zur Berechnung des mittleren Abstands der ruhenden Irbisse dienen.

Die mittleren Abstände werden nur berechnet, wenn beide Tiere im grossen Aussenkäfig weilen. Ist eines im Tierhaus oder in einem der hinteren, den Zoobesuchern nicht zugänglichen Aussenkäfige, dann werden die entsprechenden Intervalle nicht verwendet. Die hier beschriebene Art der Berechnung des mittleren Abstands gibt nur Auskunft über einen abstrakten geometrischen Wert. Es wird dabei nicht berücksichtigt, dass einzelne Stellen im Käfig eine gewisse Deckung (Fels, Baumstamm, Zwergföhren) bieten, welche den psychologischen Abstand zu andern Käfigpartien vergrössert.

Aktivität: Das ganze Jahr hindurch hatte Männchen WALO einen mehr oder weniger konstanten mittleren Abstand zu jedem seiner Artgenossen. Zwischen WALO und ARGÄ und zwischen WALO und den Jungtieren war der Abstand im allgemeinen

etwas grösser als zwischen WALO und ANDRA. Im mittleren Abstand zwischen den adulten Weibchen zeigten sich eher saisonale Schwankungen. Es gab Anzeichen dafür, dass während des Oestrus die mittleren Abstände zwischen den Weibchen etwas grösser waren als in der übrigen Zeit. Es kann aber nicht von einer Brunftdistanz gesprochen werden, denn während der Brunft gab es keine Änderungen im Distanzverhalten zwischen Männchen und Weibchen. Die mittleren Abstände zwischen zwei Weibchen waren im allgemeinen kleiner als zwischen Männchen und Weibchen.

Die mittleren Abstände wurden beeinflusst vom allgemeinen Aktivitätsgrad. Wenn nur zwei Irbisse aktiv waren, während die andern Artgenossen ruhten, dann waren diese beiden Tiere oft relativ nahe beieinander, auch ohne dass sie direkt sozial interagierten. Wenn nur ein Irbis aktiv war, dann war sein Verhalten sehr häufig auf den Beobachter oder Zoobesucher, insbesondere Kinder, gerichtet. Der einsam aktive Irbis lief dann entlang des Käfiggitters, parallel zum Besucherweg, oder er beobachtete / belauerte Zuschauer und Beobachter.

Ruhe: Im Gegensatz zu den mittleren Aktivitäts-Abständen, die eine geringe saisonale Dynamik aufwiesen, variierten die mittleren Ruhe-Abstände sehr stark von Monat zu Monat. Bei verschiedenen Dyaden waren die mittleren Ruhe-Abstände im Winter kleiner als im Sommer. Dies muss als Anpassung an die kühle Witterung gedeutet werden. Die Irbisse lagen bei kaltem Wetter eng zusammen.

Während Panthera-Junge oft zwischen den Vorderbeinen ihrer Mütter ruhen (KLAGES, pers. Mitt.), liegen Uncia-Junge wohl in der Nähe ihrer Mütter, und teilweise berühren sie sie mit einem Körperteil, jedoch sind die gemeinsamen Berührungsflächen sehr klein. Bei interindividuellem Körperkontakt benützen Irbisse oft ihren Schwanz (3. 7. 1. 6.). Dabei



Abb. 22: Schwanzkontaktliegen ist eines der seltenen Elemente im Irbis-Ethogramm. Es wird nur zwischen miteinander sehr vertrauten Individuen festgestellt. Beim Schwanzkontaktliegen legt ein Tier seinen Schwanz über einen Körperteil, oft auch den Schwanz, eines Artgenossen.

legt sich ein Tier in die Nähe eines andern und legt seinen Schwanz aktiv über einen Körperteil, sehr oft auch den Schwanz, des Partners (Abb. 22). Körperkontakte, mit Ausnahme der Schwanzkontakte, scheinen abhängig zu sein von der Umgebungstemperatur. Es wäre interessant zu prüfen, ob Irbisse an kühlen Tagen oder nachts häufiger kontaktliegen als an warmen Tagen. Die bisher vorliegenden Beobachtungen deuten in diese Richtung.

Es lag nahe zu testen, ob eine Korrelation bestand zwischen den mittleren Abständen und der sozialen Zeit. Wenn eine solche Korrelation nachgewiesen werden könnte, dann müsste

sie negativ sein, denn die Annahme besagt, dass Dyadenpartner mehr Sozialverhalten zeigen bei kleinen mittleren Abständen, resp. die soziale Zeit kleiner ist bei grösseren mittleren Abständen. Die Resultate dieser Untersuchung (Tab. 15) sind aufschlussreich. Einzig in der Dyade ANDRA - ARGA konnte eine solche Korrelation statistisch signifikant nachgewiesen werden. Dass in den übrigen Dyaden keine solche Korrelation bestand, hatte verschiedene Gründe: (1) Im Verhalten zwischen Männchen WALO und den übrigen Tieren war zeitweise wohl viel Sozialkontakt, dieser bestand aber zu einem Grossteil aus agonistischem Verhalten seitens des Männchens. In diesen Situationen war die soziale Zeit, aufgrund der Initiativen WALO's relativ hoch, aber die immer wieder attackierten Weibchen versuchten, den mittleren Abstand zum Männchen möglichst gross zu halten. (2) Gegen Ende der Zeit, da die Jungen mit den drei adulten Artgenossen zusammengehalten wurden, ergriffen nur noch die Jungen soziale Initiativen, denen die Adulten mehr und mehr auswichen.

3. 8. Zusammenfassung: Saisonale Aenderungen im Irbis-Verhalten

In diesem Abschnitt sollen, in Form einer kurzen Zusammenfassung, die saisonalen Verhaltensänderungen einander gegenübergestellt werden. Die bis jetzt erbrachten Daten zeigen, dass sich Irbisse in den Wintermonaten anders verhalten als in der übrigen Zeit:

- (1) Die Aktivität ist im Winter grösser als im Sommer.
- (2) Beide Markier-Verhaltenselemente, das Spritzharnen und das Wischen, sind im Winter häufiger als im Sommer. Die wenigen Spritzharnen der Weibchen werden vor allem im Winter beobachtet.
- (3) Irbisse kopulieren beinahe ausschliesslich im Winter. Der eigentlichen Brunft gehen zwei verschiedene Sozial-

phasen voraus: im Frühwinter zeigt das Männchen eine erhöhte Aggressivität gegenüber den Weibchen, etwas später steigt zuerst die soziale Zeit zwischen den Weibchen an, besonders häufig sind dabei Allogrooming-Verhaltensweisen, dann werden die sozialen Interaktionen, insbesondere das Begrüßungsverhalten, zwischen Männchen und Weibchen ebenfalls häufiger. Diese Intensivierung der Männchen - Weibchen - Beziehung bereitet die Brunft vor.

- (4) Gegen Ende der Gravidität werden die Sozialkontakte zwischen den Weibchen sehr viel häufiger.

4. SOZIALE ORGANISATION VON IRBISSEN

Die Unzugänglichkeit des Irbis-Verbreitungsgebiets (Abb. 1) erschwert systematische Freilanduntersuchungen an dieser Tierart ausserordentlich. Auch SCHALLER, der langjährige Erfahrungen in Freilanduntersuchungen hat, gelang es nicht, Irbisse über längere Zeit direkt oder anhand von Spuren zu studieren. Deshalb sind alle Angaben über freilebende Irbisse Resultate von mehr oder weniger zufälligen Begegnungen.

Zoobeobachtungen allein erlauben keinen sicheren Rückschluss auf mögliche soziale Organisationen einer Tierart in Freiheit, denn im Zoo fallen zwei wichtige Funktionskreise, (1) die Futtersuche und (2) die Raubfeindvermeidung, aus. Bei verschiedenen Arten wird in Menschenobhut eine enge Monogamie beobachtet, die in Freilanduntersuchungen nicht bestätigt werden konnte (HEMMER 1978a). Deshalb soll in diesem Kapitel versucht werden, unter Berücksichtigung der ökologischen Situation, der sporadischen Beobachtungen an freilebenden Irbissen (WARD 1924, IONOV 1929, zit. in OGNEV 1962, SHAPOSHNIKOV 1956, KUZNETSOV & MATYUSHKIN 1962, DANG 1967, SCHALLER 1971, 1977, JACKSON 1977, 1979) und der aus-

gedehnten Untersuchungen in Zoologischen Gärten (FREEMAN 1975, 1977, 1978, WEMMER & SCOW 1977, RIEGER 1978b, diese Arbeit, RIEGER & PETERS, im Druck, WITT 1978) ein Bild zu zeichnen, in welchen sozialen Beziehungen freilebende Irbisse zusammenleben können. Verschiedene Beobachtungen zeigen, dass die soziale Organisation einer Tierart nicht allein aus dem Sozialethogramm abgeleitet werden kann, sondern von der ökologische Situation, in der die Population lebt, beeinflusst wird (KUMMER 1973). Somit müssen die Verhaltensbeobachtungen mit den ökologischen Gegebenheiten in Beziehung gebracht werden, um wenigstens Hinweise auf mögliche soziale Organisationen einer Tierart zu erhalten.

Die nächsten Abschnitte sollen dazu dienen, die Annahme, Irbisse seien in Elternfamilien sozial organisiert, zu diskutieren anhand (1) der eigenen Verhaltensbeobachtungen in Zoologischen Gärten, (2) der spärlichen Beobachtungen freilebender Irbisse und (3) der Fortpflanzungsbiologie.

4. 1. Sozialverhalten

Die möglichen sozialen Organisationen von Irbissen müssen vorerst anhand der im Zoo beobachteten Dyadenbeziehungen abgeleitet werden, bis Freilandstudien endgültige Resultate bringen. Triadenbeziehungen zur Prüfung des Modells der sozialen Organisation, das mit Hilfe der Dyadenbeziehungen entwickelt wurde, konnten nicht verwendet werden, denn die an Irbissen beobachteten Triadenbeziehungen traten praktisch nur im Spielzusammenhang auf.

4. 1. 1. Dyaden

Männchen - Männchen: Ziel der Irbis-Haltung in Zoologischen Gärten ist unter anderem die Bildung von erfolgreichen Zucht-

gruppen. Deshalb sind Männchen-Gruppen in Zoos nur ausnahmsweise zu sehen. San Diego hielt zwischen 1973 und 1977 zwei männliche Wurfgeschwister ohne Schwierigkeiten zusammen (RICH, pers. Mitt.).

Männchen - Weibchen: Paarweise Haltung in Zoologischen Gärten ist die Regel und bietet im allgemeinen keine Probleme (RIEGER 1978a). Nach einer initialen Phase des Sich-Kennenlernens leben die Paarpartner friedlich zusammen. Abgesehen von einigen sporadischen agonistischen Interaktionen sind einzelne Individuen ausgesprochen futterneidisch, so dass sie während der Fütterung getrennt werden müssen. Nicht kompatible Irbis-Paare sind ausserordentlich selten (BEYER 1977, FREEMAN 1977, POHLE, pers. Mitt.) und die genauen Ursachen für solche Inkompatibilität müssen erst genau abgeklärt werden. Abgesehen vom Altersunterschied (Männchen jünger als Weibchen) wäre es möglich, dass weniger individuell bedingte Animositäten die Inkompatibilität verursachen, sondern Umweltfaktoren wie beispielsweise ungünstige Haltungsbedingungen für die erhöhte Aggressivität verantwortlich gemacht werden müssen.

Interessante Beziehungen zwischen Männchen und Weibchen konnten in den Herbstmonaten vor den Kopulationen 1977 und 1979 im Zürcher Zoo beobachtet werden. Im Herbst 1976 stieg der relative Anteil von agonistischem Verhalten zwischen Männchen WALO und Weibchen ARGÄ stark an. Zwei Jahre später wurde ein ähnlicher Anstieg von agonistischem Verhalten zwischen Männchen WALO und Weibchen ANDRA festgestellt (Abb. 21). Welche Funktion kann diesem Anstieg agonistischen Verhaltens zugeschrieben werden? Zwei mögliche Interpretationen seien hier erwähnt: (1) Es könnte sein, dass damit bei freilebenden Irbissen die Paarbindung gelockert wird und sich die Paarpartner in der gleich anschliessenden Paarungszeit mit neuen Partnern zusammenschliessen können. (2) Es könnte sich hier aber auch um

ein Gefangenschaftsartefakt handeln. Die gesteigerte Aggressivität des Männchens wäre bei freilebenden Irbissen vor allem auf die (männlichen) 1 $\frac{1}{2}$ - jährigen Nachkommen gerichtet, die zu diesem Zeitpunkt die Elternfamilie verlassen müssen. Welcher dieser beiden Hypothesen eher der Vorzug gegeben werden muss, können erst weitere Untersuchungen zeigen, in denen die Aufzucht auch von männlichen Jungtieren, die wenigstens zwei Jahre mit ihren Eltern zusammengehalten werden, studiert wird.

Solitäre Feliden sind während der Brunft relativ aggressiv, dagegen zeigen die sozial lebenden Löwen praktisch keine Aggressivität in den Brunftphasen (SCHALLER 1972, EATON, in EWER 1974). Eigene Beobachtungen sowie diejenigen von FREEMAN & BRADEN (1977) und WITT (1978) stimmen darin überein, dass keine oder nur geringe Aggressivität während der Irbis-Brunft festgestellt wird.

In Zürich beobachteten wir Oestren während der Aufzucht, als die Jungen etwa ein Jahr alt waren (Tab. 17). Da die Weibchen in der Folge nicht gravid wurden, vermute ich als Funktion dieser Oestren eine 'sexuelle Gratifikation' (EATON 1974b), sie binden das Männchen enger an das Weibchen, und die heranwachsenden Jungen sind so besser geschützt, als wenn das Weibchen sich allein um deren Aufzucht kümmern müsste.

Weibchen - Weibchen: Für die Interpretationen sozialer Organisationen sind auch die Relationen zwischen den Oestren verschiedener Weibchen von Bedeutung. Bei gruppenlebenden Säugetierarten sind die Oestruszyklen häufig synchronisiert. EATON (1978a) interpretierte dies als Ausdruck der Zwischen-Weibchen-Kompetition um Männchen. In Zürich (Tab. 17) und Krefeld (SCHNEIDERMAN, pers. Mitt.) wurde bei den Irbissen keine Oestrussynchronisation festgestellt, obwohl die Voraussetzungen dafür

gegeben gewesen wären, denn die Tiere wurden in beiden Zoos in 1 Männchen - 2 Weibchen - Gruppen gehalten. Der mittlere Abstand zwischen dem letzten Tag des Oestrus eines der beiden Weibchen und dem ersten Tag des Oestrus des andern Weibchens während einer Paarungssaison war 22.5 d (SD: 14.6 d, n = 10, Bereich: 3 ... 54 d). Ebensowenig intervenierte ein Weibchen bei Kopulationen des andern. Die mit gesteigertem Begrüßungsverhalten und Allogrooming im Winter eingeleitete Phase der engen Beziehung zwischen den Weibchen wurde während der Brunft beibehalten.

Diese Feststellungen deuten darauf hin, dass unter Weibchen keine Kompetition um Männchen stattfindet. Wenn zwei Weibchen zusammen eine Kleingruppe bilden, dann rivalisieren sie nach bisher vorliegenden Beobachtungen während der Paarungszeit nicht miteinander.

Es ist schwierig, zwei adulte Weibchen in Zoologischen Gärten zusammenzubringen. Wenn auch die Weibchen nicht miteinander kämpfen, so herrscht zwischen ihnen immer eine gewisse Spannung. Viel weniger ist dies der Fall zwischen Weibchen, die als Jungtiere zusammenkamen oder von denen ein Tier juvenil war zum Zeitpunkt der Vereinigung. Die Weibchen der Zürcher Irbis-Gruppe kamen zusammen, als ARGA knapp einjährig war (WEILENMANN 1978).

Die Bindung zwischen Weibchen wurde unmittelbar vor der Paarungszeit und gegen Ende der Gravidität intensiviert. Das eher weibchen-typische Begrüßungs- und Kontaktverhalten Allogrooming wurde in diesen Phasen häufiger festgestellt (Abb. 21). Die Deutung dieser Verhaltensänderungen kann von zwei Gesichtspunkten her erfolgen. Zum einen könnte die Intensivierung der sozialen Beziehung zwischen zwei Irbis-Weibchen vor Paarung und Geburt bewirken, dass die Kooperation, besonders bei der Jagd, verstärkt wird, eine Eigenschaft, die den Nahrungserwerb in der strengsten

Jahreszeit sichern hilft. Zum andern könnte die Vertiefung der Beziehung zwischen zwei Irbis-Weibchen bewirken, dass sie sich während der anschliessenden Jungenaufzucht gegenseitig helfen bei Nahrungssuche und Jungenschutz. BERTRAM (1975) konnte für Löwen nachweisen, dass die Jungenmortalität geringer ist, wenn zwei Rudelweibchen zur gleichen Zeit mit der Aufzucht beschäftigt sind. Bisher hielt noch kein Zoologischer Garten zwei aufziehende Irbis-Weibchen zusammen, eine unbedingte Voraussetzung zur Klärung der eben hergeleiteten Interpretation.

Männchen - Junge: In den meisten Zoologischen Gärten werden die Weibchen schon Wochen vor der Geburt von den Männchen abgetrennt (RIEGER 1978a). Nur ausnahmsweise waren Männchen bei den Geburten anwesend (Tab. 20). In keinem der mir bekannten Fälle, wo ein Männchen mit einem gebärenden Weibchen zusammen war, verletzte das Männchen die Neugeborenen oder das Weibchen. Wenn die natürliche Aufzucht im Anschluss an eine Geburt in Anwesenheit des Männchens nicht gelang, dann war dies auf eine Verunsicherung des Weibchens, bedingt beispielsweise durch ungünstige Haltungsbedingungen (RIEGER 1978a), zurückzuführen, jedoch nicht auf einen direkten Einfluss des anwesenden Männchens. Die Nervosität des Weibchens könnte in diesen Situationen durch die Anwesenheit des Männchens wohl gesteigert worden sein. Es sind mir aber keine Berichte bekannt, nach denen das Weibchen aggressiv gegen das Männchen gewesen wäre. Aufzuchtmissерfolge können auch darauf zurückzuführen sein, dass in einigen Fällen die Muttertiere primipar waren.

Seit der ersten Irbis-Zoogeburt (1906 in Hamburg, HAGEN-BECK 1908) waren fünf Mal Männchen bei Aufzuchten anwesend (Tab. 20). Die Umfrage über die Haltung von Irbissen in Zoologischen Gärten ergab, dass in sechs von neun Zoos die jungen Irbisse in ihrem Vater nie begegneten (RIEGER 1978a).

Die Reaktionen zwischen Irbis-Männchen und seinen Jungen können deshalb nur an den wenigen Angaben in Tab. 20 und den Beobachtungen in den beiden Zoologischen Gärten von Seattle und Zürich, die einen Kontakt zwischen Irbis-Vater und seinen Nachkommen zulassen, abgeleitet werden. Die Beobachtungen in Zürich (Abb. 21) und TV-Aufzeichnungen, die mir Helen FREEMAN in Seattle zeigte, wie auch der Bericht von BEGG (1978), stimmen darin überein, dass im allgemeinen das Männchen nicht aktiv Sozialkontakt zu seinen Nachkommen aufnimmt. Doch die Beobachtungen von OEMING (1966, pers. Mitt. an FREEMAN 1977) und neueste Resultate aus Seattle (FREEMAN, pers. Mitt.) zeigen, dass einige Männchen sich aktiv an der Aufzucht der Jungen beteiligen können (Tab. 20).

KLEIMAN (1977) diskutierte Monogamie bei Säugetieren, unter anderem auch den Gesichtspunkt der väterlichen Investition bei der Aufzucht der Nachkommen. Soziobiologisch ist der Einsatz des Vaters bei der Jungenaufzucht nur sinnvoll, wenn er seine eigenen Nachkommen betreut. Dies wäre bei Irbissen gewährleistet, die sich, wie wir annehmen, zu Paaren zusammenschliessen. KLEIMAN (1977) zählte fünf Möglichkeiten des väterlichen Einsatzes bei der Jungenaufzucht auf: (1) Schutz, (2) Körperpflege, (3) Füttern, (4) Tragen und (5) Sozialisieren und Instruieren. Das Männchen des Woodland Park Zoological Gardens, Seattle, markierte mehr während der Aufzucht, die Männchen der Alberta Game Farm und von Seattle groomten ihre Nachkommen, die Männchen von Seattle und Zürich spielten mit ihren Jungen (FREEMAN, pers. Mitt, OEMING, zit. in FREEMAN 1977, eigene Beob.). Somit sind bisher drei der fünf möglichen Investitionen des Vaters bei der Jungenaufzucht bei Monogamie als Form der sozialen Organisation für Irbisse bisher nachgewiesen (Schutz, Körperpflege, Sozialisieren).

Weibchen - Junge: Die sozialen Beziehungen zwischen Weib-

chen und Jungen sind während mehr als eines Jahres sehr eng (Abb. 21). Die Mutter, andere adulte Weibchen und Altersgenossen sind bevorzugte Spielkameraden der jungen Irbisse. Die sozialen Kontakte zwischen Muttertier und seinen Jungen sind dabei immer intensiver als zwischen einander nicht direkt verwandten Weibchen und Jungen. Die Ablösung der Jungen von den Müttern geschieht langsam und ohne aggressives Verhalten seitens der Weibchen, jedenfalls bis ins Alter von 19 Monaten. Die Weibchen reduzieren ihren Anteil von sozialen Initiativen und reagieren immer seltener auf Initiativen der Jungen. Dadurch schliessen sich die Jungen mehr und mehr einander an.

Der Zürcher Zoo war die einzige Institution, die Irbis-Junge bis ins Alter von 18, resp. 19 Monaten bei ihren Müttern liess. In allen übrigen Zoos wurden die Jungen im Alter von einem Jahr, oft schon früher, von ihren Müttern getrennt. Es fehlen deshalb Angaben über die Sozialkontakte zwischen knapp zweijährigen und adulten Irbissen in der Paarungszeit. Es könnte sein, dass in dieser Zeit zwischen den subadulten und adulten Weibchen agonistisches Verhalten vermehrt auftritt, das gleiche könnte man auch zwischen subadulten und adulten Männchen erwarten. Denn ich kann mir nur schwer vorstellen, dass während der nachfolgenden Aufzuchtperiode mehr als zwei oder drei adulte Tiere bei den heranwachsenden Jungen sind. Der Nahrungsbedarf von Adulten und Neugeborenen wäre zu gross und damit der Aufzuchterfolg in Frage gestellt.

Die extremen ökologischen Verhältnisse in ihrem Verbreitungsgebiet zwingen die Irbisse, die Bindung zwischen Mutter und Nachkommen aufrechtzuerhalten wenigstens bis letztere 18 Monate alt sind. Denn erst in diesem Alter sind die Jungen ausgewachsen und damit auch in der Lage, selbst grössere Beutetiere zu reissen. Diese späte Trennung zwischen Weibchen und Nachkommen deutet an, dass sich frei-

lebende Irbis-Weibchen höchstens alle zwei Jahre fort-pflanzen.

Junge - Junge: Mit zunehmendem Alter der jungen Irbisse verstärkte sich die soziale Beziehung zwischen ihnen. Während früher vor allem die Mütter Ziel ihrer sozialen Initiativen waren, richteten sie ihr Sozialverhalten immer mehr auf Altersgenossen. Die Zoo-beobachtungen lassen vermuten, dass Irbisse frühestens in ihrem zweiten Winter selbständig werden und sich von ihren Eltern lösen. Mit Hilfe gleichaltriger Artgenossen gehen sie auf die Suche nach einem geeigneten Gelände und kooperieren bei der Jagd (4. 3.).

4. 1. 2. Sozialethogramm

Um feststellen zu können, ob das Irbis-Ethogramm der Art ermöglicht, sozial zu leben, wurde der Verhaltenskatalog nach einschlägigen Elementen abgesucht, die nachfolgend diskutiert werden:

Kontaktilisieren tritt bei monogamen lebenden Säugetierarten und solchen in komplexen sozialen Organisationen häufiger auf als bei solitär lebenden Arten (FOX 1975, KLEIMAN 1977). Irbisse liegen nur bei tiefen Temperaturen in direktem Körperkontakt beieinander. Eine besondere Form des Kontakt-liegens ist der Schwanzkontakt (Abb. 22), bei dem ein Tier den Schwanz über einen Körperteil, sehr oft ebenfalls den Schwanz, eines Artgenossen legt. Damit kann es, ohne sich seinem Partner allzu sehr zu nähern, physischen Kontakt zu ihm aufnehmen.

Soziale Auslöser: Irbis-Mimik und -Gestik unterscheiden sich nicht wesentlich von denen der übrigen Feliden. Einzig die Schwanzgestik ist bei Irbissen stärker und ausgeprägter als bei andern Katzenarten, denn die Schwanzbewegungen und -haltungen, ausgeführt mit dem dichten, langen

Schwanz (Tab. 19), sind weithin sichtbar. Die Schwanzspitze spielt eine wichtige Rolle bei der Mutter-Kind-Beziehung, die Jungen spielen oft mit der mütterlichen Schwanzspitze, ähnlich wie es junge Löwen mit der Schwanzquaste älterer Rudelmitglieder tun (SCHALLER 1972).

Lautäußerungen: Mit dem Hauptruf locken sich getrennte Gruppenmitglieder gegenseitig an. Er ist ausserordentlich laut und weittragend. Unter günstigen Witterungsverhältnissen soll er mehr als einen Kilometer weit zu hören sein (DUNGERN-OBERAU 1939).

Diese Ausführungen zeigen, dass Irbisse in ihrem Ethogramm über wichtige Voraussetzungen für ein erfolgreiches Gruppenleben verfügen. Verhaltenselemente, die das Zusammenfinden und Zusammenbleiben von Gruppenmitgliedern erleichtern, sind vorhanden.

4. 1. 3. Soziale Organisation

Aufgrund meiner Beobachtungen können Irbisse sowohl solitär als auch sozial, d. h. in Kleingruppen von zwei bis drei adulten Individuen und ihren Nachkommen leben. Die solitäre Lebensweise ist bei Feliden die häufigste Form der sozialen Organisation (KLEIMAN & EISENBERG 1973). Wenn Irbisse in dieser Form zusammenleben, dann stellt dies keine Ueberraschung dar. Die vermutlich häufigere Form der Irbis-Sozialorganisation ist eine zeitlich mehr oder weniger beschränkte Beziehung zwischen zwei oder mehr Individuen (Männchen und Weibchen, Wurfgeschwister, Mutter und Nachkommen). In diese Gruppen von Sozialorganisationen gehört auch die Monogamie, für die FREEMAN (1978) Hinweise lieferte.

Nachfolgend werden die wichtigsten Beobachtungen zusammengefasst, die die Vermutung unterstützen, freilebende Irbisse

würden in Kleingruppen leben: (1) Aggressives Verhalten ist während der grössten Zeit des Jahres ausgesprochen selten und tritt nur in einer kurzen Periode häufiger auf. (2) Es konnten keine Anzeichen gefunden werden, die auf eine Kompetition zwischen Weibchen um ein Männchen hindeuten würden. Im Gegenteil, während der Brunft intensivieren die Weibchen Sozialkontakte untereinander. (3) Die bisher wenigen Fälle, da ein Männchen bei der Aufzucht seiner Nachkommen teilnehmen konnte, scheiterten nicht am Verhalten des Vaterners. (4) Oestren ohne anschliessende Gravidität, in der Zeit, da ein Weibchen mit der Aufzucht eines einjährigen Wurfes beschäftigt ist, können ein Mittel sein, um die Stabilität der Kleingruppe aufrechtzuerhalten.

In den nächsten Abschnitten versuche ich, die von Verhaltensbeobachtungen abgeleiteten Sozialorganisationen der Irbisse mit ökologischen Daten in Einklang zu bringen.

4. 2. Beutetiere

SCHALLER & LOWTHER (1969) zählen vier Möglichkeiten auf, wie sich ein Raubtier Fleisch zur Ernährung beschaffen kann: (1) Fressen von Tieren, die auf natürliche Art (Krankheit, Unfall) den Tod fanden, (2) Vertreiben des Beutebesitzers, (3) Jagd auf geschwächte oder juvenile Individuen, (4) Jagd auf adulte, gesunde Individuen. Die für Feliden typischen Arten, sich Nahrung zu beschaffen, sind die beiden letztgenannten Methoden, die eigentliche Jagd. Dabei jagen sie im allgemeinen Beutetiere, die in der gleichen Grössenordnung sind wie sie selbst, Beutetiere von Grosskatzen sind oft schwerer und grösser als die Jäger (KLEIMAN & EISENBERG 1973).

Es liegt in der Natur der Sache, dass über Beutefangverhalten von Irbissen in Zoologischen Gärten nichts ausge-

sagt werden kann. Dennoch belauerten die Irbissen verschiedene potentielle Beutetiere, so Pfau, Schwarzstorch, Jungfernkranich, Perlhühner, Enten, Hunde. Jedes Mal, wenn ausserhalb des Zürcher Zoos, etwa 20 m vom Irbis-Käfig entfernt, Pferde vorbeigeführt wurden, waren die Irbisse aufgeregt und rannten dem Gitter entlang, das den Pferden am nächsten war. Die Zoo-Irbisse konnten gelegentlich auch erfolgreich Beute schlagen. Leider wurde ich in keinem Fall Zeuge eines solchen Vorgangs, doch waren teilweise die Indizien überzeugend, teilweise konnten Wärter und Zoobesucher einen Beutefangerfolg beobachten. Die Zoo-Irbisse töteten erfolgreich Türkentauben, Streptopelia decaocto, Rabenkrähen, Corvus corone, und Feldhasen, Lepus europaeus.

Man muss annehmen, dass freilebende Irbisse vor allem Huftiere jagen, denn die Jagd auf kleine Nagetiere führt im Irbis-Habitat, den Hochgebirgswüsten, nur zufällig zum Erfolg. Die Zürcher Tiere beachteten auch nicht Waldwühlmäuse, Clethrionomys glareolus, die neben ihnen vorbeihuschten. Im Irbis-Verbreitungsgebiet können sich kleine Nagetiere leicht zwischen dem Geröll einem jagenden Raubtier entziehen. Zudem sind diese Tiere in der kalten Jahreszeit oft im Winterschlaf, so dass die Irbisse wenigstens in dieser Zeit gezwungen sind, andere Arten zu jagen. Die bisher vorliegenden Beobachtungen über die Ernährung freilebender Irbisse unterstützen die Vermutung, sie würden vor allem Huftiere reissen (Tab. 22). Und verschiedene Autoren (BREHM 1890, LYDEKKER 1924, ANONYMUS 1935, PRATER 1948, KUZNETSOV & MATYUSHKIN 1962, NOVIKOV 1962, OGNEV 1962, BUCHHOLZ 1963, DANG 1967, STROGANOV 1969, ROBERTS 1977, BANNIKOV 1978, HEPTNER & SLUDSKIJ 1980) berichten von saisonalen Vertikalwanderungen der Huftiere, die die Irbisse ebenfalls durchführen. Das vermutlich am häufigsten gerissene Huftier ist im Bereich der Sympatrie von Raub- und Beutetier das Blauschaft, Pseudois nayaur. Diese Ver-

mutung wird durch Kot- und Mageninhaltsuntersuchungen (DANG 1967, SCHALLER 1977, JACKSON 1979) und die Bezeichnung der Himalayabewohner für den Irbis, Bharal-hé (d. h. Blauschaf-Töter, JERDON 1887, GREVE 1894, LYDEKKER 1907, WARD 1924, STOCKLEY 1928) gestützt.

Im Gegensatz zu den meisten andern Feliden-Arten jagen Irbisse nicht in dichter Vegetation, sondern in offenem Gelände. Damit ist eine wichtige Voraussetzung für die Kooperation bei der Jagd gegeben (KRUUK 1975). Zudem zeigen sie eine Verhaltensweise, die die Vermutung, sie würden sich vor allem optisch orientieren beim Beutefang, unterstützt. Irbisse liegen, ähnlich wie Geparde, Acinonyx jubatus, bevorzugt auf erhöhten Flächen und halten von dort Ausschau nach Beutetieren (3. 2. 1.). Anhaltspunkte für eine Kooperation beim Beutefang lieferten die Beobachtungen von LYDEKKER (1895), KUZNETSOV & MATYUSHKIN (1962) und DANG (1967). Löwe und Gepard jagen, gleich wie Irbisse, mehr oder weniger kooperativ in offenem Gelände (SCHALLER 1972, KLEIMAN & EISENBERG 1973, EATON 1974a), und diese beiden Arten haben innerhalb der Feliden den höchsten sozialen Organisationsgrad erreicht.

4. 3. Raumananspruch

Ueber die Populationsdichten von Irbissen liegen nur wenige Angaben vor. Aus dem Himalaya kommen Schätzungen, die die durchschnittliche Fläche, die ein Irbis durchstreift, auf 80 bis 100 km² beziffern (SCHALLER 1971, 1977). Ein Irbis-Paar benutzte ein Home Range von 233 bis 285 km², ein Einzeltier ein solches von wenigstens 180 bis 233 km² (JACKSON 1977). In einem sowjetischen Naturschutzgebiet konnten sechs bis acht Tiere auf einer Fläche von 400 km² gezählt werden (SHAPOSHNIKOV, zit. in HEPTNER & SLUDSKIJ 1980). Mindestens fünf Individuen lebten in einem 400 bis

500 km² grossen Tal in Nepal (JACKSON 1979).

Etwas Hilfe bei der Deutung des Raumannspruchs kann das Markierungsverhalten der Irbisse liefern. Markieren kann verschiedene Funktionen erfüllen (MYKYTOWYCZ 1970, JOHNSON 1973). Im Zusammenhang mit dem Raumannspruch könnte das Markieren der Irbisse sowohl eine territoriale wie auch eine selbstversichernde Funktion haben. Die mehr oder weniger gleichmässige Verteilung des Wischens im Käfig von Männchen WALO (Abb. 9) lässt vermuten, dass es die selbstversichernde Funktion erfüllt, während das nur an bestimmten markanten Stellen ausgeführte Spritzharnen als territoriale Markierung bezeichnet werden darf (bei Weibchen gibt es zudem Auskunft über den Oestruszustand).

Das Markierungsverhalten erlaubt Rückschlüsse auf die soziale Organisation zu ziehen. In Zoogruppen bestehend aus einem Männchen und einem oder mehreren Weibchen spritzharnet normalerweise nur das Männchen. Die Weibchen spritzharnen nur vor und während der Paarungszeit einige Male. Allein gehaltene Weibchen oder solche mit Jungen spritzharnen deutlich häufiger. Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass auch solitäre Weibchen die Möglichkeit haben, ihren Raumannspruch zu manifestieren. Leben Männchen und Weibchen in engerer Beziehung zusammen, dann verliert das Urinieren des Weibchens die Markierbedeutung (mit Ausnahme des Urinierens während der Paarungszeit). Auf sich selbst angewiesene Weibchen markieren bestimmte Raumabschnitte genauso wie Männchen.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Mit der vorliegenden Arbeit wurde versucht, aufgrund eigener Beobachtungen in Zoologischen Gärten und der bis heute vorhandenen, spärlichen Literaturangaben ein möglichst vollständiges Bild vom Irbis-Verhalten vorzulegen.

Das Verhalten von 24 Individuen (d. h. mehr als 10 % aller Irbisse in Zoos) in 3 verschiedenen Zoologischen Gärten wurde für die vorliegende Arbeit untersucht. Die Tiere wurden mehrheitlich während der Abendaktivität beobachtet. Ihr Verhalten protokollierte ich nach der 'one-zero-sampling' Methode.

Irbisse sind vor allem dämmerungsaktiv, im Sommer sind sie mehr in den kühlen Nachtstunden in Bewegung, tagsüber ruhen sie. Im Winter ist die Mittagspause stark verkürzt. Die Aktivitätsperioden in der Morgen- und Abenddämmerung dauern bis in den Vormittag und beginnen schon am frühen Nachmittag.

Irbisse markieren mit Urin auf zwei verschiedene Arten, zum einen tun sie es während des Hinterpfotenauswischens (Wischen), zum andern spritzharnen sie. Bei der erstgenannten Form des Markierens urinieren sie auf einen kleinen Hügel von Bodenmaterial, der durch die wischenden Bewegungen der Hinterpfoten aufgehäuft wird. Wisch-Stellen befinden sich überall dort, wo der Käfigboden für die Ausführung dieses Verhaltens geeignet ist, d. h. in den Bereichen mit sandig-mergeligem Grund. Beim Spritzharnen richtet das Tier den Schwanz vertikal nach oben und spritzt Urin nach hinten oben. Die Spritzharnstellen sind bestimmte, regelmässig markierte Stellen an Bäumen, Wänden und Gittern. Männchen markieren auf beide Arten häufiger als Weibchen. Wenn Weibchen allein gehalten sind oder wenn sie Junge führen, dann ist ihre Markierhäufigkeit gesteigert. Die Männchen markieren vor allem in Explorationssituationen und oft im Anschluss an agonistisches Verhalten. Das Markierverhalten wird interpretiert als Imponier-, Territorial- und selbstversicherndes Verhalten.

Besonderes Gewicht wird auf das Verhaltensmoment Wangenreiben gelegt, einem Element aus der Gruppe von Verhaltensweisen, die ein Irbis auf Geruchsreize wie Kot, Urin, Futter, usw. richtet. Im Gegensatz zu Ansichten aus der Literatur, nach denen Wangenreiben eine Form des Markierens sein soll, kann ich zeigen, dass es sich hier um ein Imprägnier-Verhalten handelt.

Zum Begrüssungsverhalten gehören die Elemente Köpfchengeben, soziales Fellecken und Analfeldschnuppern, auf welches ein Irbis mit Präsentieren antworten kann. In vergleichenden Untersuchungen an Irbissen in verschiedenen Zoologischen

Gärten wird das Verhalten der Tiere in den ersten Minuten nach der Begegnung, der eine eintägige Trennung voranging, studiert. Diese Beobachtungen geben Anhaltspunkte zu den Beziehungen zwischen tiergartenbiologischen Parametern und dem Verhalten.

Körperpflegeverhalten in sozialem und nicht-sozialem Zusammenhang wird qualitativ und quantitativ beschrieben, ebenso die Verhaltensweisen des Spiels, des agonistischen und des Paarungsverhaltens.

Irbis-Mimik und -Gestik unterscheiden sich nicht wesentlich von denen anderer Feliden. Der entgegen der ALLENSchen Regel beim kälteadaptierten Irbis sehr lange Schwanz spielt eine wichtige Rolle als sozialer Auslöser und beim Kontaktliegen. Die Schwanzhaltungen und -bewegungen sind sehr gut sichtbar und treten oft bei der Initiative von Spielverhalten auf. Irbisse liegen selten in direktem Körperkontakt neben einem Artgenossen. Mit dem Schwanzkontaktliegen, bei dem sie ihren Schwanz über Körperteile, oft den Schwanz, anderer Irbisse legen, nehmen sie taktilen Kontakt zu Artgenossen auf.

Auf klangspektrographische Untersuchungen von Lautäusserungen verzichte ich, da andere Autoren diese schon veröffentlicht haben oder in Kürze publizieren werden. Mein Interesse ist vor allem auf die Verhaltenszusammenhänge gerichtet, in denen bestimmte Laute auftreten. Prusten ist ein Beschwichtigungslaut, der z. B. bei Begrüssungen, in agonistischen Situationen, im Mutter-Kind-Verhalten, bei Interventionen auftritt. Irbisse können brüllen, ich hörte sie aber nie schnurren. Diese Beobachtungen stehen im Einklang mit der Anatomie des Zungenbeins, die die Brüll- und Schnurrfähigkeit beeinflussen soll. Irbisse haben wie die 'Brüllkatzen' (Panthera sp.) ein ligamentöses Epihyale, im Gegensatz zu den 'Schnurrkatzen', der Epihyale knöchern ist.

Das Sozialverhalten zwischen je zwei Irbissen der Zürcher Zoos wird quantitativ beschrieben. Dabei zeigen sich deutliche Verhaltensänderungen im Lauf eines Jahres. Die Brunft fällt in die Monate Januar bis März. Im Winter ist die soziale Aktivität grösser als in der übrigen Zeit. Der Brunft gehen zwei deutlich erkennbare soziale Phasen voraus. In den Spätherbstmonaten ist die Aggressivität zwischen Männchen und Weibchen gesteigert, kurz vor der Brunft intensivieren die Weibchen den Sozialkontakt untereinander. Dieser enge Kontakt bleibt bestehen auch während der Paarungszeit. Gegen Ende der Gravidität steigern die Weibchen nochmals die Häufigkeit von Sozialkontakten.

Es wird anhand von Verhaltensmustern und Beispielen aus dem Sozialethogramm gezeigt, dass Irbisse über die Voraussetzungen verfügen, in Kleingruppen während kürzerer oder längerer Zeit

zusammenzuleben. Diese vermutete Form der sozialen Organisation steht im Einklang mit den bisher bekannten Beobachtungen an freilebenden Tieren. Ihre Vorzugsbeutetiere sind gross genug, um gleichzeitig mehrere Individuen ernähren zu können. Der Beutefang wird teilweise auch von kooperierenden Irbissen ausgeführt.

6. LITERATUR

- ALTMANN, D. (1969): Harnen und Koten bei Säugetieren. Neue Brehm Bücherei, Nr. 404, 1-104. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- ALTMANN, J. (1974): Observational Study of Behavior : Sampling Methods. Behaviour 49, 227-267.
- ANDERSEN, S. (1957): Snow-Leopard Born in the Copenhagen Zoological Garden on the 11th of June 1956. Manuscript of a talk at the Int. Zoodirektoren-Konferenz 1957, Kopenhagen, 4 pp.
- ANONYMUS (1935) The Wild Animals of the Indian Empire and the Problem of their Preservation, Part III. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 37, 146.
- ANONYMUS (1972): The Snow Leopard in Pakistan. Animals 14 (6), 256-259.
- ANTONIUS, O. (1939): Ueber Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. Z. Tierpsychol. 3, 263-278.
- ANTONIUS, O. (1943): Nachtrag zu "Symbolhandlung und Verwandtes bei Säugetieren". Z. Tierpsychol. 5, 38-42.
- BANNIKOV, A. C. (1978): Red Data Book of USSR. Lesnaya Promyshlennost Publishers, Moscow (russisch, übersetzt von N. und J. VALENTA).
- BAYER J. E. (1929): Ein Besuch des Zoologischen Gartens Moskau. Zool. Garten 2, 40-42.
- BEGG, T. B. (1978): Nutritional Bone Disease in the Snow Leopard. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 104-107.
- BENNET, E. T. (1829): The Tower Menagerie: Comprising the Natural History of the Animals Contained in that Establishment. R. Jennings, London.
- BERTRAM, B. C. R. (1975): Social Factors Influencing Reproduction in Wild Lions. J. Zool., Lond. 177, 463-482.
- BEYER, R. H. (1977): Curator's Corner. Zoolog, Buffalo 2.
- BLANDFORD, W. T. (1888-91): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Mammalia. Taylor & Francis, London.
- BLOMQUIST, L. (1978a): The Snow Leopard, Panthera uncia, in Captivity and the 1977 World Register. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 22-34.
- BLOMQUIST, L. (1978b): Snow Leopard Register. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 131-140.

- BLYTH, E. (1863): Synoptical List of the Species of Felis Inhabiting the Indian Region and the Adjacent Parts of Middle Asia. Proc. Zool. Soc., Lond. 1863, 181-186.
- BOPP, P. (1954): Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Rev. Suisse Zool. 61, 83-151.
- BREHM, A. E. (1890): Brehms Tierleben. Säugetiere - Erster Band. 3. Aufl. (Herausg. PECHUEL-LOESCHE). Bibliograph. Inst. Leipzig & Wien.
- BRIDGES, W. (1961) Two Young Snow Leopards in the Zoo. Animal Kingdom 64, 2-6.
- BUCHHOLZ, E. & G. (1963): Russlands Tierwelt und Jagd im Wandel der Zeit. Kommissionsverlag W. Schmitz, Giessen.
- BUFFON, G. L. de (1761): Histoire Naturelle générale et particulière, avec la description du cabinet du roi. Tome neuvième. L'imprimerie royale, Paris, 375 pp.
- CALVIN, L. O. (1969): A Brief Note on the Birth of Snow Leopards, Panthera uncia, at Dallas Zoo. Int. Zoo Yb. 9, 96.
- CORBET, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. British Museum (Natural History) & Cornell Univ. Press, London & Ithaca, 314 pp.
- CRANDALL, L. S. (1964): The Management of Wild Mammals in Captivity. Univ. Chicago Press, Chicago & London.
- DANG, H. (1967): The Snow Leopard and Its Prey. Cheetal 10 (1), 72-84.
- DEWSBURY, D. A. (1972): Patterns of Copulatory Behavior in Male Mammals. Quart. Rev. Biol. 47, 1-33.
- DUNGERN-OBERAU, O. Frhr von (1939): Hubertus hilf! Eines deutschen Hochwildjägers Erinnerungen aus zwei Weltteilen. Neumann-Neudamm, Melsungen, 264 pp.
- EATON, R. L. (1974a): The Cheetah, the Biology, Ecology and Behavior of an Endangered Species. Van Nostrand Reinhold Comp., New York.
- EATON, R. L. (1974b): The Biology and Social Behavior of Reproduction in the Lion. World's Cats 2, 3-58.
- EATON, R. L. (1977): Reproductive Biology of the Leopard. Zool. Garten 47, 329-351.
- EATON, R. L. (1978): Why Some Felids Copulate so much: A Model for the Evolution of Copulation Frequency. Carnivore 1 (1), 42-51.
- EHRENBERG, C. G. (1830): Observation et Données nouvelles sur le Tigre du nord et la Panthère du nord, recueillies dans le voyage de Sibérie fait par M. A. de HUMBLT, en l'année 1829. Ann. Sci. Nat. 21, 387-412.
- ELLIOT, D. G. (1883): A Monograph of the Felidae or family of the Cats. Taylor & Francis, London (103 unnumbered pages, 43 colour plates).
- EWER, R. F. (1968): Ethology of Mammals. Logos Press, London, 418 pp.
- EWER, R. F. (1974): The Evolution of Mating Systems in the Felidae. World's Cats 2, 110-120.

- FOX, M. W. (1971): Behaviour of Wolves, Dogs and Related Canids. Harper & Row, New York, 220 pp.
- FOX, M. W. (1975): Evolution of Social Behavior in Canids. In: FOX (ed.): The Wild Canids. Van Nostrand Reinhold, New York, 429-460.
- FREEMAN, H. E. (1975): A Preliminary Study of the Behaviour of Captive Snow Leopards, Panthera uncia. Int. Zoo Yb. 15, 217-222.
- FREEMAN, H. (1977): Breeding and Behavior of the Snow Leopard. World's Cats 3 (3), 36-44.
- FREEMAN, H. (1978): Social Behavior in the Snow Leopard and Its Implication for Captive Management. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 71-77.
- FREEMAN, H. & K. BRADEN (1977): Zoo Location as a Factor in the Reproductive Behavior of Captive Snow Leopards, Uncia uncia. Zool. Garten 47, 280-288.
- FREEMAN, H. & M. HUTCHINS (1973): Captive Management of Snow Leopard Cubs: An Overview. Zool. Garten 48, 49-62.
- FRUEH, R. J. (1963): A Note on Breeding Snow Leopards, Panthera uncia, at St. Louis Zoo. Int. Zoo Yb. 8, 74-76.
- GLEISS, H. G. W. (1967): Chronik des Zoologischen Gartens Breslau. Natura et Patria Verlag, Wedel, 290 pp.
- GOODWIN, H. A. & C. W. HOLLOWAY (1972): Red Data Book, Vol. 1, Mammalia. IUCN, Morges.
- GREVE, C. (1894): Die geographische Verbreitung der jetzt lebenden Raubthiere. Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. Naturf. 63 (1), 1-397.
- GRIFFITH, E. (1827): The Animal Kingdom Arranged in Conformity with its Organization, by the Baron CUVIER, with Additional Descriptions of all the Species Hitherto Named, and of many not before noticed. G. B. Whittaker, London. Vol. 2, 513 pp.
- GRZIMEK's Tierleben: siehe WEIGEL (1972)
- GUGGISBERG, C. A. W. (1975): Wild Cats of the World. Taplinger Publishing Comp., New York, 328 pp.
- HAGENBECK, C. (1908) Von Tieren und Menschen. Vita Deutsches Verlagshaus, Berlin, 483 pp.
- HALTENORTH, T. (1930): Die verwandtschaftliche Stellung der Grosskatzen zueinander. I. Z. Säugetierk. 11, 32-105.
- HALTENORTH, T. (1937): Die verwandtschaftliche Stellung der Grosskatzen zueinander. VII. Z. Säugetierk. 12, 97-240.
- HEDIGER, H. (1934): Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zbl. 54, 21-40.
- HEDIGER, H. (1940): Zum Begriff der biologischen Rangordnung. Rev. Suisse Zool. 47, 135-143.
- HEDIGER, H. (1941): Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. Mitt. Naturf. Ges. Bern (1940), 37-55.
- HEDIGER, H. (1956): Tiergartenbiologie und vergleichende Verhaltensforschung. Z. Säugetierk. 21, 1-28.

- HEDIGER, H. (1961): Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. F. Reinhardt, Basel, 340 pp.
- HEDIGER, H. (1964): Wild Animals in Captivity - An Outline of the Biology of Zoological Gardens. Dover Publ., New York, 207 pp.
- HEDIGER, H. (1965): Mensch und Tier im Zoo : Tiergartenbiologie. A. Müller Verlag, Rüschlikon-Zürich, 332 pp.
- HEDIGER, H. (1975): Jagdzooologie für Nichtjäger. 3. Aufl., Ex Libris, Zürich, 211 pp.
- HEDIGER, H. (1976): Proper Names in the Animal Kingdom. *Experientia* 32, 1357-1364.
- HEMMER, H. (1964): Zur Systematik und Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae). *Naturwiss.* 51, 643.
- HEMMER, H. (1966): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae), Teil I. Veröff. Zool. Staatssamml. München 11, 1-121.
- HEMMER, H. (1968): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae), Teil II. Studien zur Ethologie des Nebelparders Neofelis nebulosa (Griffith 1821) und des Irbis Uncia uncia (Schreber 1775). Veröff. Zool. Staatssamml. München 12, 155-247.
- HEMMER, H. (1972): Uncia uncia. Mammalian Species No. 20, 1-5.
- HEMMER, H. (1978a): Socialization by Intelligence: Social Behavior in Carnivores as a Function of Relative Brain Size and Environment. *Carnivore* 1 (1), 102-105.
- HEMMER, H. (1978b): The Evolutionary Systematics of Living Felidae: Present Status and Current Problems. *Carnivore* 1 (1), 71-79.
- HEPTNER, V. G. & A. A. SLUDSKIJ (1980): Die Säugetiere der Sowjetunion. Band III: Raubtiere (Feloidea). VEB G. Fischer Verlag, Jena, 607 pp.
- HORSFIELD, T. (1855): Brief Notices of Several New or Little-known Species of Mammalia, lately Discovered and Collected in Nepal, by Brian Houghton HODGSON, Esq. *Ann. Mag. Nat. Hist. Series* 2, Vol. 16, 101-114.
- HUTTON, T. (1869): Notes Upon Certain Indian Mammals, Principally Regarding their Habits and Distribution in India. *Proc. Zool. Soc., Lond.* 1869, 58-59.
- JACKSON, R. (1977): A Report on Wildlife and Hunting in the Namlang Valley of West Nepal. Manuscript submitted to His Majesty's Government National Parks and Wildlife Conservation Office, Kathmandu.
- JACKSON, R. (1979): Aboriginal Hunting in West Nepal with Reference to Musk Deer Moschus moschiferus moschiferus and Snow Leopard Panthera uncia. *Biol. Conserv.* 16, 63-72.
- JERDON, T. C. (1867): The Mammals of India: A Natural History of all the Animals known to Inhabit Continental India. Thomason College Press, Roorkee, 319 pp.
- JOHNSON, R. P. (1973): Scent Marking in Mammals. *Anim. Behav.* 21, 521-535.

- JONES, M. L. (1973): The Snow Leopard in Captivity. World's Cats 1, 264-272.
- JUNCYS, V. (1964): Zur Fortpflanzung des Schneeleoparden (Uncia uncia) im Zoologischen Garten. Zool. Garten 29, 303-306.
- KLEIMAN, D. G. (1974): The Estrous Cycle in the Tiger. World's Cats 2, 60-75.
- KLEIMAN, D. G. (1977): Monogamy in Mammals. Quart. Rev. Biol. 52, 39-69.
- KLEIMAN, D. G. & J. F. EISENBERG (1973): Comparison of Canid and Felid Social Systems from an Evolutionary Perspective. Anim. Behav. 21, 637-659.
- KNAPPE, H. (1964): Zur Funktion des Jacobsonschen Organs (Organon vomeronasale Jacobsoni). Zool. Garten 28, 188-194.
- KOIVISTO, I., C. WAHLBERG & P. MUURONEN (1977): Breeding the Snow Leopard, Panthera uncia, at Helsinki Zoo 1967-1976. Int. Zoo Yb. 17, 33-44.
- KRUMBIEGEL, I. (1937): Schneeleoparden. Mitt. Zool. Garten d. Stadt Halle 32 (9/10), 1-6.
- KRUMBIEGEL, I. (1954): Biologie der Säugetiere. Agis Verlag GmbH, Krefeld.
- KRUUK, H. (1975): Functional Aspects of Social Hunting by Carnivores. In: BAERENDS, BEER & MANNING (eds): Function and Evolution in Behaviour. Oxford, 119-141.
- KUMMER, H. (1973): Dimension einer vererbenden Biologie der Primatengruppe. In: WICKLER & SEIBT: Vergleichende Verhaltensforschung. Hoffman & Campe, Hamburg, 358-368.
- KUMMER, H. & F. KURT (1965): A Comparison of Social Behavior in Captive and Wild Hamadryas Baboons. In: VAGTBORG (ed.): The Baboon in Medical Research. Univ. Texas Press, Austin, 65-80.
- KUZNETSOV, G. V. & E. N. MATYUSHKIN (1962): The Snow Leopard hunts. Priroda 12, 65-67 (russisch, englische Übersetzung von K. BRADEN).
- LANIER, D. L. & D. A. DEWSBURY (1976): A Quantitative Study of Copulatory Behaviour of Large Felidae. Behav. Processes 1, 327-333.
- LEYHAUSEN, P. (1973): Beobachtungen an einer brasilianischen Tigerkatze. Z. Tierpsychol. 10, 77-91.
- LEYHAUSEN, P. (1976): Über die unterschiedliche Entwicklung einiger Verhaltensweisen bei den Feliden. Säugetierk. Mitt. 4, 123-125.
- LEYHAUSEN, P. (1967): Biologie von Ausdruck und Eindruck. Psychol. Forsch. 31, 116-237.
- LEYHAUSEN, P. (1973): Verhaltensstudien an Katzen. F. Parey, Berlin, 232 pp, 3. Aufl.
- LEYHAUSEN, P. (1978): Verhaltenskenntnis als Instrumentenkunde dargestellt am Versuchstier Katze. In: WEIHE (Herausg.): Das Tier im Experiment. H. Huber, Bern, 50-63.

- LINDEMANN, W. (1950): Beobachtungen an wilden und gezähmten Luchsen. Z. Tierpsychol. 7, 217-240.
- LYDEKKER, R. (1895): A Hand-Book to the Carnivora. Part I. Cats, Civets, and Mongoose. W. H. Allen & Co., Ltd, London.
- LYDEKKER, R. (1907): The Game Animals of India. R. Ward, London, 409 pp.
- LYDEKKER, R. (1924): The Game Animals of India, Burma, Malaya and Tibet (2nd Edition). R. Ward, London.
- MARMA, B. B. & V. V. Yunchis (1968): Observations on the Breeding, Management and Physiology of Snow Leopards, Panthera u. uncia, at Kaunas Zoo from 1968 to 1967. Int. Zoo Yb. 8, 66-74.
- MARSHALL, W. (1909): Die Tiere der Erde. Deutsche Verlagsanstalt, Stuttgart & Leipzig, 1. Band.
- MAYO, J. G. (1967): Report on the Tranquilization of a male Snow Leopard, Panthera uncia, for Semen Extraction. Int. Zoo Yb. 7, 148-150.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. P. Parey, Hamburg & Berlin, 370 pp.
- MEYER-HOLZAPFEL, M. (1956): Das Spiel bei Säugetieren. Handb. Zool. 8 (10), 1-36.
- MUCKENHIRM, N. A. & J. F. EISENBERG (1973): Home Ranges and Predation of the Ceylon Leopard. World's Cats 1, 142-175.
- MYKYTOWYCZ, R. (1970): The Role of Skin Glands in Mammalian Communication. In: JOHNSTON, MOULTON & TURK (eds): Advances in Chemoreception, Vol. 1. Chemocommunication by Chemical Signals. Appleton, Century, Crofts, New York, 327-360.
- NOVIKOV, G. A. (1962): Carnivorous Mammals of the Fauna of the USSR. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- OEMING, A. (1966): Snow Leopards born at the Alberta Game Farm. Int. Zoo Yb. 6, Bild Nr. 24.
- OGNEV, S. I. (1962): Mammals of the USSR and Adjacent Countries, Vol. III. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- PETERS, G. (1973): Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). Spixiana Suppl. 1, 1-206.
- PETERSEN, M. K. (1976): Behavior of the Margay. World's Cats 3 (2), 39-59.
- PETERSEN, M. K. (1977): Courtship and Mating Patterns of Margays. World's Cats 3 (3), 22-35.
- PETZSCH, H. (1969): Die Katzen. Neumann-Neudamm, Melsungen, 183 pp.
- POCOCK, R. I. (1916a): On the Hyoidean Apparatus of the Lion (F. leo) and Related Species of Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. 18, Series 8, 222-229.

- POCOCK, R. I. (1916b): On the Tooth-Change, Cranial Characters and Classification of the Snow-Leopard or Ounce (Felis uncia). Ann. Mag. Nat. Hist., Series 8, Vol. 18, 306-316.
- POCOCK, R. I. (1917): The Classification of Existing Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., Series 8, Vol. 20, 329-350.
- POCOCK, R. I. (1930): The Panthers and Ounces of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 34, 64-82 & 307-336.
- POEPPIG, E. (1851): Illustrierte Naturgeschichte des Thierreichs. 1. Band. J. J. Weber, Leipzig.
- POKROVSKIJ, V. S. (1974): The Snow Leopard. Lesnaya Promyshlennost, Moscow (russisch, englische Übersetzung von K. BRADEN).
- PRATER, S. H. (1948): The Book of Indian Animals. Bombay Nat. Hist. Soc., 324 pp.
- PRESCOTT, R. G. W. (1970): Mounting Behaviour in the Female Cat. Nature, Lond. 228, 1106-1107.
- PRESCOTT, R. (1971): Vortrag, zit. in KLEIMAN & EISENBERG (1973).
- PUSCHMANN, W. (1975): Wildtiere in Menschenhand - Säugtiere. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 519 pp.
- RIEGER, I. (1977): Markierungsverhalten von Streifenhyänen, Hyaena hyaena, im Zoologischen Garten Zürich. Z. Säugetierk. 42, 307-317.
- RIEGER, I. (1978a): Management Techniques of Captive Ounces, Uncia uncia. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 50-70.
- RIEGER, I. (1978b): Scent Marking Behaviour of Ounces, Uncia uncia. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 78-103.
- RIEGER, I. (1979): Scent Rubbing in Carnivores. Carnivore 2 (1), 17-25.
- RIEGER, I. (im Druck): Some Aspects of the History of Ounce Knowledge. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 2.
- RIEGER, I. & G. PETERS (im Druck): Einige Beobachtungen zum Paarungs- und Lautgebungsverhalten von Irbissen (Uncia uncia) im Zoologischen Garten. Z. Säugetierk.
- RIEGER, I. & D. WALZTHOENY (1979): Markieren Katzen beim Wangenreiben? Z. Säugetierk. 44, 319-320.
- ROBERTS, T. J. (1977): The Mammals of Pakistan. E. Benn, London, 361 pp.
- ROSENBLATT, J. S. & T. C. SCHNEIRLA (1962): The Behaviour of Cats. In: HAFEZ (ed.): The Behaviour of Domestic Animals. Baillière, Tindall & Co., London, 453-488.
- RUEDI, D., A. HELDSTAB, H. WIESNER & P. KELLER (1978): Liver Cirrhosis in the Snow Leopard (Uncia uncia): Case Histories of three Animals and Suggestion of some diagnostic Possibilities. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 113-129.

- SADLEIR, R. M. F. S. (1966): Notes on Reproduction in the Larger Felidae. *Int. Zoo Yb.* 6, 184-187.
- SANKHALA, K. (1974): Tiger. *World Wildlife Fund*, Zürich, 128 pp.
- SCHALLER, G. B. (1967): The Deer and the Tiger - A Study of Wildlife in India. *Univ. Chicago Press*, Chicago & London, 370 pp.
- SCHALLER, G. B. (1971): Imperiled Phantom of Asian Peaks. *Natn. Geogr. Mag.* 140, 702-707.
- SCHALLER, G. B. (1972): The Serengeti Lion - A Study of Predator-Prey Relations. *Univ. Chicago Press*, Chicago & London, 480 pp.
- SCHALLER, G. B. (1977): Mountain Monarchs - Wild Sheep and Goats of the Himalaya. *Univ. Chicago Press*, Chicago & London, 425 pp.
- SCHALLER, G. B. & G. R. LOWTHER (1969): The relevance of Carnivore Behavior to the Study of Early Hominids. *South-west. J. Anthropol.* 25, 307-341.
- SCHLOETH, R. (1956): Zur Psychologie der Begegnung zwischen Tieren. *Behaviour* 10, 1-80.
- SCHMID, E. (1940): Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiss pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. *Z. Säugetierk.* 15, 1-179.
- SCHNEIDER, K. M. (1932): Das Flehmen (III. Teil). *Zool. Garten* 5, 200-226.
- SCHOENHOLZER, L. (1959): Beobachtungen über das Trinkverhalten bei Zootieren. *Zool. Garten* 24, 345-434.
- SCHREBER, J. C. D. (1778): Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen, dritter Theil. W. Walter, Erlangen (pp 386-387 erschienen 1777, Tafel 100 mit Irbis-Abbildung 1775).
- SCOTT, V. H. (1968): Observations on the Behaviour of Snow Leopards at the Assiniboine Park Zoo. *Manuskript*, 11 pp.
- SHAPOSHNIKOV, F. D. (1956): The Snow Leopard in the Western Tien Shan. *Priroda* 7, 113-114 (russisch, englische Uebersetzung von K. BRADEN).
- SIDDIQI, M. S. (1961): Checklist of Mammals of Pakistan with Particular Reference to the Mammalian Collection in the British Museum (Natural History), London. *Biologica*, Lahore 7, 93-225.
- SIMON, N. & P. GEROUDET (1970): Last Survivors - The Natural History of Animals in Danger of Extinction. *World Publishing Comp.*, New York.
- SINGH, B. (1968): Wildlife of Himachal Pradesh. *Publicity Forest Division, Forest Dept.*, Himachal Pradesh, 68 pp.
- SLINDEE, C. (1975): Maturation of Snow Leopard Cubs as Determined by Play Behavior and Compared to that of the Domestic Cat. *Manuskript*, 8 pp.
- SMITH, R. M. (1978): Movement Patterns and Feeding Behaviour of the Leopard in Rhodes Matopos National Park, Rhodesia. *Carnivore* 1 (3), 58-69.

- STOCKLEY, C. H. (1928): Big Game Shooting in the Indian Empire. Constable & Comp., London.
- STOCKS, B. & N. MARX (1978): Breeding the Howletts Cats from January to August 1977. Help, friends of Howletts and Port Lympne, Newsletters, Spring 1978, 32-33.
- STROGANOV, S. U. (1969): Carnivorous Mammals of Siberia. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- THENIUS, E. (1909): Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden). Handb. Zool. 8 (2), 1-722.
- TODD, N. B. (1962): Inheritance of the Catnip Response in Domestic Cats. J. Hered. 53, 54-56.
- VERBERNE, G. & P. LEYHAUSEN (1976): Marking Behaviour of Some Viverridae and Felidae - Time Interval Analysis of the Marking Pattern. Behaviour 58, 192-253.
- WARD, A. E. (1923): Game Animals of Kashmir and Adjacent Hill Provinces. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 28, 334-344.
- WARD, A. E. (1924): Game Animals of Kashmir and Adjacent Hill Provinces, Part V., Beasts of Prey. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 29, 23-35.
- WEIGEL, I. (1961): Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierk. Mitt. 9, 1-120.
- WEIGEL, I. (1972): Schneeleopard (im Kapitel 19: Grosskatzen und Geparde). Grzimeks Tierleben 12, 334-336.
- WEILENMANN, P. (1978): First Experiences in Keeping Snow Leopards in the Zurich Zoo. Int. Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia 1, 35-43.
- WEIMER, C. & K. JOCOW (1977): Communication in the Felidae with Emphasis on Scent Marking and Contact Patterns. In: SEBEOK (ed.): How Animals Communicate. Indiana Univ. Press, Bloomington & London, 749-766.
- WITT, K. (1973): Activity Cycles and Reproductive Behavior in the Snow Leopard (Uncia uncia). In: CROCKETT & HUTCHINS (eds): Applied Behavioral Research at the Woodland Park Zoological Gardens. Fica Press, Seattle, 289-310.
- ZUKOWSKY, L. (1950): Grosssäuger, die Hagenbeck entdeckte. Zool. Garten 17, 211-221.

7. ANHANG

Die nachfolgenden Tabellen des Anhangs sind in drei Gruppen eingeteilt:

- (1) Tabellen, die in unmittelbarem Zusammenhang mit den Verhaltensbeobachtungen in den Zoologischen Gärten von Krefeld, Seattle und Zürich stehen (Tab. 1 bis 17),
- (2) Tabellen, in denen Literaturangaben vergleichend dargestellt werden (Tab. 18 bis 22), und
- (3) Listen mit Auszügen aus dem verwendeten Irbis-Ethogramm (Tab. 25 bis 26).

Tabelle 1

Liste der Irbisse, deren Verhalten im Lauf der Untersuchung studiert wurde. Abkürzungen: zür: Zürich, sea: Seattle, hel: Helsinki, mün: München, kre: Krefeld, arn: Arnheim, han: Hannover, ber: Ost-Berlin, LPZ: Chicago Lincoln Park Zoo, m: Männchen, w: Weibchen.

Ort Beob.-Dauer	Individuum	Name	Geburtsdatum	Eltern
zür 5.76 - 4.79	m hel 8	WALO	2.5.1972	hel 2 hel 4
	w zür 1	ARGA	wild, 1973	
	w zür 2	ANDRA	wild, 1971	
	w zür 3	CHILAS	20.4.1976 *	hel 8 zür 3
	w zür 4	DOBRA	16.4.1977	hel 8 zür 2
	w zür 5	DALAI	16.5.1977	hel 8 zür 1
sea 21.-23.3.77	m sea 1	NICHOLAS	wild, 1970	
	w sea 2	ALEXANDRA	wild, 1970	
	m sea 4	RIMSKY	11.5.1974	sea 1 sea 2
	w sea 7	MARYA	2.5.1975	sea 1 sea 2
hel 10.3.1978	m LPZ 9	CHARLIE	10.6.1971	LPZ 2 LPZ 3
	w hel 14	VUOKKO	14.5.1973	hel 2 hel 1
mün 28.8.1978	m hel 23	VEIJO	10.5.1974	hel 2 hel 3
	w hel 19	VIRVE	20.4.1974	hel 2 hel 4
kre 1.-2.9.1978 27.-30.3.79	m hel 29	WHISKY	24.4.1976	LPZ 9 hel 6
	w hel 15	VIIVI	14.5.1973	hel 2 hel 1
	w hel 20	VALMA	20.4.1974	hel 2 hel 4
	w kre 6	IRINA	29.4.1977	kre 4 hel 2
	w kre 7	SCHIRIN	wild, 1977	
arn 5.9.1978	w arn 4	ANITA	wild	
han 6.-7.9.1978	m han 1		wild	
	w han 2		wild	
ber 6.10.1978	m hel 28	VELI	15.5.1975	hel 2 hel 3
	w ber 4	HOERNCHEN	wild, 1972	

* gestorben 2.6.1977

Tabelle 2

Verhaltenselemente, die dem Markieren (Spritzharnen / Wischen) innerhalb einer Minute vorangingen (v) oder nachfolgten (n), in Prozent.

Verhaltenselement	WALO Wischen		Spritz- harnen		ANDRA Wischen		ARGA Wischen	
	v	n	v	n	v	n	v	n
Wischen	6.0	5.3	14.9	10.9	3.0	2.9	-	-
Spritzharnen	9.4	12.2	2.5	3.0	-	-	-	-
Harnschnuppern & Flehmen	8.2	4.9	10.0	4.5	21.2	8.8	14.8	14.3
Liegen, Strecken, Autogrooming	12.9	12.6	4.0	8.5	21.3	17.6	14.8	17.9
Begrüßungsverh. Allogrooming	7.7	4.9	10.5	7.5	15.2	20.6	14.8	10.7
Agonistisches Verh.	8.6	2.8	2.5	2.5	-	-	-	-
Soziales Spiel	7.3	5.7	3.0	5.0	6.1	5.9	11.1	25.0
Total Sozialverh.	23.6	13.4	16.0	15.0	21.3	26.5	25.9	35.7
aus/in Tierhaus	5.2	4.5	9.5	8.5	3.0	2.9	3.7	-
Krallenschärfen	2.1	1.6	1.0	3.0	3.0	11.8	7.4	-
Defäkation	0.4	0.4	-	0.5	-	2.9	-	3.6
Solitäres Spiel	1.7	1.6	1.5	0.5	3.0	2.9	-	3.6
?	30.5	43.5	40.6	45.6	24.2	23.7	33.4	24.9
Anzahl ausgewertete Beobachtungen								
(= 100 %)	233	246	201	201	33	34	27	28

Tabelle 3

Exploration: Verhalten gegenüber Geruchsreizen

Verhaltenselement	Geruchsreize		Spritz- harn- stelle	artspe- zifischer Kot
	artfremd	Wisch- stelle		
Schnuppern	+	+	+	+
Wangenreiben	+		+	
Rollen		+		
Flehmen	+	+	(+)	(+)
"Verscharren"		(+)		+

Tabelle 4

"Verscharren" bei den Zürcher Irbissen. Alle beobachteten Fälle zwischen Mai 1976 und Juni 1979.

Individuum	Datum (Protokollseite)	auslösendes Objekt	Zeit zwischen Abgabe von Kot / Harn und "Verscharren"
WALO	7. 8.1976 (127)	Kot (WALO)	$\frac{1}{2}$ min
	12.10.1976 (207)	Kot (WALO)	5 min
	14. 2.1977 (397)	Kot (WALO)	$\frac{1}{2}$ min
	4. 8.1978 (706)	Kot (WALO)	$\frac{1}{2}$ min
ANDRA	4. 6.1976 (5)	Harn (ANDRA)	?
	4. 6.1976 (5)	Kot (?)	?
	10. 6.1976 (19)	Harn (WALO)	$7\frac{1}{2}$ min
	10. 6.1976 (16)	?	?
	13. 6.1976 (24)	?	?
	13. 6.1976 (24f)	Harn (ARGA)	$1\frac{1}{2}$ min
	14. 2.1977 (394)	Harn (ANDRA)	1 min
	14. 2.1977 (394)	Harn (ANDRA)	$1\frac{1}{2}$ min
	14. 2.1977 (395)	Harn (ANDRA)	$7\frac{1}{2}$ min
ARGA	9. 6.1977 (522)	Kot (DOBRA)	$\frac{1}{2}$ min
	30. 7.1976 (106)	Kot (ARGA)	$\frac{1}{2}$ min
	7. 8.1976 (122)	Harn (ARGA)	$\frac{1}{2}$ min
	20. 8.1976 (147)	Harn (ARGA)	$\frac{1}{2}$ min
	15.11.1976 (266)	Harn (?)	?
	23.11.1976 (277)	?	?
	17.12.1976 (303)	Kot (ANDRA)	$\frac{1}{2}$ min
DALAIA	15. 8.1978 (726)	Kot (DALAIA)	$\frac{1}{2}$ min

Tabelle 5

Literaturvergleich der Interpretationen der Funktion des 'Krallenschärfens' bei verschiedenen Feliden.

Species	Funktion des Krallenschärfens	Autoren
	K : Körperpflege I : Imponieren M : Markieren U : Uebersprung	
<u>Felis libyca dom.</u>	I, U	TODD (1962:54) LEYHAUSEN (1973:121) VERBERNE & LEYHAUSEN (1976:199)
<u>Leopardus wiedi</u>	K, M	PETERSEN (1976:51)
<u>Lynx lynx</u>	I, M (nur Männchen)	LINDEMANN (1950:232)
<u>Uncia uncia</u>	K, M	HEMMER (1968:219) WEIDNER & SCOW (1977: 757)
<u>Panthera tigris</u>	K, M K, kein M	SCHALLER (1967:255) SANKHALA (1974:57)
<u>Panthera pardus</u>	M	MUCKENHIRN & EISEN- BERG (1973:160) SMITH (1978:65)
<u>Panthera leo</u>	K, M	SCHALLER (1972:119)

Tabelle 6

Krallenschärfe: Häufigkeiten (in Prozent), mit denen die Irbisse des Zürcher Zoos in den einzelnen Raumfeldern (Abb. 2a) Krallenschärfe ausüben.

Raumfeld	Individuum				
	WALO	ANDRA	ARGA	DOBRA	DALATA
A2				6	
A4				6	
A5				6	
A6				6	
B7	2				
B8				6	
B9				6	
C7	2	2			2
C8	7	2	15		17
C9 / D9	63	15	9	19	6
C10	5			6	
D6			3		
D7	2	9	12		17
D8	12	64	44	13	56
E5			3	6	
E6		2		6	
E8				6	
E9	2		3		
E10	5	6	12	6	
n					
(= 100 %)	43	47	34	16	18

Tabelle 7

Krallenschärfen. Verhaltensweisen, die ein Irbis innerhalb einer Minute vor (v) oder nach (n) Krallenschärfen ausführte (in Prozent). Beobachtungen im Zürcher Zoo zwischen Mai 1976 und Juni 1979.

Verhalten	Individuum WALO		ANDRA		ARGA	
	v	n	v	n	v	n
Harnschnupern / Flehmen	2	8	20	19	16	22
Wischen / Spritzharnen	38	28	9	6	3	12
Autogrooming / Strecken	15	-	22	2	14	-
Begrüssungsver- halten	2	2	4	6	6	-
Allogrooming	-	-	6	-	-	6
Agonistisches Verhalten	2	-	-	-	-	-
Soziales Spiel	-	-	9	15	13	6
?	41	62	30	52	48	54
n (= 100 %)	40	40	46	47	31	32

Tabelle 8

Rollen. Verhaltensweisen, die ein Irbis innerhalb einer Minute vor (v) oder nach (n) Rollen ausführte (in Prozent). Beobachtungen im Zürcher Zoo zwischen Mai 1976 und Juni 1979.

Verhalten	Individuum WALO		ANDRA, ARGA, DOBRA, DALAIA	
	v	n	v	n
Harnschnuppern / Flehmen	21	7	5	3
Wischen / Spritzharnen	7	48	3	-
Krallenschärfen	3	-	-	-
Solitäres Spiel	10	-	18	29
Autogrooming / Strecken	-	-	10	3
Begrüßungsver- halten	-	-	8	-
Allogrooming	-	-	-	3
Agonistisches Verhalten	28	7	8	-
Soziales Spiel	-	-	24	21
?	31	31	24	42
n (= 100 %)	29	29	38	38

Tabelle 9

Orientierung des Allogroomings. Häufigkeiten, mit denen die einzelnen Körperstellen beleckt wurden. Auswertungen von Super-8-Filmen, aufgenommen im Zürcher Zoo. Abkürzungen: W = WALO, N = ANDRA, R = ARGÄ, D = DOBRA.

Körperstelle	Aktor				Rezeptor				n	Freq.
	W	N	R	D	W	N	R	D		
Wange / Gesicht	.2	.1	.1	-	-	.1	.1	-	4	.09
Ohr	.2	.2	.1	.3	-	.3	.1	-	7	.16
Hinterkopf / Nacken	.2	.4	.3	-	-	.1	.4	.3	13	.36
Schulter	.4	.1	.4	-	-	.3	.2	.4	11	.25
Hals frontal	-	.1	-	.3	-	.1	.1	-	3	.07
Rücken	-	.1	.2	-	-	-	-	.4	3	.07
Lende	-	-	-	.3	-	.1	-	-	1	.02
Flanke	-	.1	-	-	-	-	.1	-	4	.05
n	10	18	13	5	-	15	23	8	44	1.0

Tabelle 10

Vergleich von solitärem und sozialem Spiel. Relative Häufigkeiten der beiden Spieltypen im Verhalten der Irbisse der Zürcher Zoos zwischen Juni 1976 und April 1979 (in Prozent). Abkürzungen: sol = solitäres Spiel, soz = soziales Spiel.

Monat	Individuum WALO		ANDRA *		ARGA		DOBRA		DALAIA	
	sol	soz	sol	soz	sol	soz	sol	soz	sol	soz
1976										
Juni	3.1	2.2	0.6	6.7	0.7	7.7				
Sept.	2.5	1.0	1.5	4.8	2.4	4.0				
Okt.	2.3	0.7	2.2	1.5	0.4	0.8				
Nov.	1.1	0.4	1.5	1.8	0.8	1.4				
Dez.	0.0	0.2	0.7	3.6	0.7	3.8				
1977										
Jan.	0.6	0.2	1.6	4.0	2.5	3.9				
Feb.	1.9	1.4	0.6	1.9	1.1	2.5				
Aug.			2.0	7.3			6.0	7.3		
Sept.			5.4	17.5			2.2	17.5		
Okt.	1.8	0.0	0.8	5.6			3.9	5.6		
Nov.			1.5	5.4	1.6	9.4	5.0	14.2	5.5	14.2*
Dez.	0.7	3.4	0.4	5.2			7.2	5.0		
1978										
Juni	0.9	0.7	0.0	7.5	1.2	10.6	2.0	14.2	3.0	11.2*
Juli	0.6	1.2	0.0	4.2	0.3	8.1	1.0	7.2	1.9	9.1*
Aug.	0.2	1.5	0.0	2.6	1.1	9.8	3.7	9.2	2.1	9.5*
Sept.	0.2	1.3	0.2	2.5	0.9	3.9	1.8	6.6	2.3	5.5
Okt.	0.4	0.7	0.0	1.1	0.0	2.8	1.6	7.5	6.9	7.9
Nov.	1.0	0.2	0.0	1.2	0.5	1.4				
1979										
Jan.	0.0	0.0	0.0	1.6	4.8	1.6				
Feb.	2.1	0.3	0.0	1.5	2.1	1.8				
April	1.6	0.2	0.0	0.2	0.0	0.0				

* statistisch signifikante positive Korrelation zwischen den relativen Häufigkeiten von solitärem und sozialem Spiel (t-Test, p kleiner als 5 %)

Tabelle 12

Prusten. Relative Häufigkeiten von Prusten der Zürcher Ir-
bisse zwischen Juni 1976 und April 1979 (in Prozent).

Monat	Individuen WALO	ANDRA	ARGA	DOBRA	DALAI
1976					
Juni	.2	4.1	4.6		
Sept.	.1	4.2	.4		
Okt.	-	3.9	-		
Nov.	.1	3.2	.3		
Dez.	-	4.9	2.1		
1977					
Jan.	-	7.7	1.1		
Feb.	.1	4.2	5.2		
März	-	3.7	6.0		
Juli		17.0		-	
Aug.		10.9		-	
Sept.		9.9		-	
Okt.	-	10.6		-	
Nov.		3.8	2.2	-	
Dez.	-	30.7		2.4	
1978					
Jan.	-	19.1		.7	
Mai/Juni	-	4.3	2.0	1.2	.3
Juli	-	5.5	1.1	1.7	.8
Aug.	-	2.7	.7	1.1	.4
Sept.	-	2.9	2.5	1.6	2.3
Okt.	-	3.4	.7	1.9	3.0
Nov.	-	1.5	.5		
Dez.	-	2.5	4.4		
1979					
Jan.	-	-	2.4		
Feb.	-	5.0	5.0		
April	-	7.0	5.7		

zum Vergleich die relativen Häufigkeiten von Prusten der
Krefelder Irbisse im März 1979: WHISKY : 0.2, IRINA : 4.1,
SCHIRIN : 0.3

Tabelle 13

Anteile der Funktionskreise Begrüssung, Allogrooming, soziales Spiel und agonistisches Verhalten bei der Initiative von sozialen Interaktionen der Irbisse in Zürich, Seattle und Krefeld. Abkürzungen: Begr = Begrüssung, Groo = Grooming, s Sp = soziales Spiel, agon = agonistisches Verhalten (in Prozent, Kontrollbeobachtungen von Seattle und Krefeld in Absolutwerten wegen geringem Beobachtungsumfang).

Irbis-Dyade		Initialer	Funktionskreis			n
Initiator	Partner	Begr	Groo	s	Sp	agon
Zürich						
WALO	ANDRA	33	26	19	22	27
WALO	ARGA	8	8	14	69	49
ANDRA	WALO	54	21	21	4	56
ARGA	WALO	36	7	39	18	44
ANDRA	ARGA	5	36	56	3	59
ARGA	ANDRA	7	17	74	2	58
Seattle						
MARYA	RIMSKY	5				5
Krefeld						
WHISKY	IRINA	2			2	4
IRINA	WHISKY		1	2	1	4
SCHIRIN	WHISKY	1	1			2
IRINA	SCHIRIN			2	2	4

Tabelle 14

Soziale Attraktivität, berechnet als Quotient aus Initiativen, die auf einen bestimmten Irbis gerichtet wurden, und Initiativen, die dieses Tier selbst ergriff. Nach Beobachtungen aus dem Zoologischen Garten Zürich (Mai 1976 bis Juni 1979) und dem Krefelder Zoo (März 1979). (Absolutwerte)

Initiativen von:	Initiativen auf:				
	WALO	ANDRA	ARGA	DOBRA	DALAIA
WALO	-	86	69	7	4
ANDRA	153		141	34	5
ARGA	85	150		16	22
DOBRA	36	162	79		100
DALAIA	4	32	110	95	
soziale Attraktivität	1.7	1.3	1.5	0.4	0.5

Initiativen von:	Initiativen auf:		
	WHISKY	IRINA	SCHIRIN
WHISKY		4	2
IRINA	6		4
SCHIRIN	6	-	
soziale Attraktivität	2.0	0.4	1.0

Tabelle 15

Korrelation zwischen den in Abb. 21 verwendeten Monatsmittelwerten des mittleren Aktivitäts-Abstandes, rsp. des mittleren Ruhe-Abstandes und der sozialen Zeit. x-Werte: soziale Zeit, y-Werte: mittlerer Abstand, corr: Korrelationskoeffizient, slop : Steigung der ermittelten linearen Regressionskurve, x, y: Achsenabschnitte der entsprechenden Koordinaten, n: Anzahl Monatsmittelwerte.

Irbis-Dyade	Aktivität					Ruhe				
	corr	slop	x	y	n	corr	slop	x	y	n
WALO-ANDRA	.30	-.32	26.1	8.22	18	.17	-.36	15.4	5.51	17
WALO-ARGA	.16	-.24	34.0	8.27	16	.17	-.44	11.7	5.20	15
WALO-DOERA	.27	-.35	24.3	8.60	7	.40	-.69	11.0	7.59	7
WALO-DALAIA	.33	-.72	12.4	8.89	5	.18	1.33	-3.8	5.07	5
ANDRA-ARGA	.65*	-.29	21.8	6.38	16	.09	-.05	87.3	4.19	16
ANDRA-DOBRA	.37	-.08	58.6	4.72	10	.35	-.09	31.0	2.73	10
ANDRA-DALAIA	.78	0.57	-8.6	4.90	6	.37	.24	-15	3.60	6
ARGA-DOBRA	.32	-.14	45.0	6.48	6	.43	-.44	12.8	5.62	6
ARGA-DALAIA	.31	-.11	48.8	5.39	6	.22	-.17	23.9	4.14	6
DOBRA-DALAIA	.11	-.02	239	4.74	6	.11	-.10	41.4	4.11	6

* statistisch signifikante Korrelation (t-Test, p kleiner als 1 %)

Tabelle 16

Kontrollbeobachtungen aus den Zoologischen Gärten von Seattle (März 1977) und Krefeld (März 1979). Vergleich einiger individueller Daten: Relative Häufigkeiten (n pro $\frac{1}{4}$ h) von Markierverhalten, relative Häufigkeiten (in Prozent) von Allogrooming und Autogrooming und des solitären Spiels. Detaillierte Angaben zu den Irbissen: siehe Tab. 1.

Verhaltensweisen	Individuum Seattle				Krefeld		
	sea 1 NICK	sea 2 ALEX	sea 4 RIMSKY	sea 7 MARYA	hel 29 WHISKY	kre 6 IRINA	kre 7 SCHIRIN
Markieren							
Wischen	-	-	.2	.1	.8	.3	-
Spritzharnen	.2	-	1.2	-	.1	-	-
Allogrooming	.4	.4	.6	.6	.7	.5	.8
Autogrooming							
Fellecken	8.3	3.4	13.5	.8	3.6	1.1	4.6
Genitalkontrolle	-	.6	.6	-	-	-	-
Hinterfusskratzen	-	.6	.2	-	.3	.6	.1
Total	8.3	4.6	14.3	.8	3.9	1.7	4.7
solitäres Spiel	-	3.3	.7	5.8	2.1	5.5	.5

Tabelle 17

Fortpflanzungsdaten der Irbisse des Zoologischen Gartens
Zurich.

Weibchen	Kopulationen	Männchen abgetrennt	Geburt	Wurfgrösse m,w
ANDRA			20. 4.1976	0,2
	10.-11. 5.1976			
	7.- 9. 1.1977	26. 3.1977	16. 4.1977	0,2
	30.12.1977 bis 2. 1.1978			
	2.- 5. 2.1978			
	22.-24. 3.1978			
	27.-28. 4.1978			
	10.-12. 5.1978			
	2.- 3. 7.1978			
	1.- 5. 2.1979	?	12. 5.1979	1,2
	19.-20. 1.1980	?	20. 4.1980	2,1
ARGA	8.- 9. 4.1976			
	7.- 8. 2.1977	26. 4.1977	16. 5.1977	0,1
	25.-26. 1.1978			
	28. 2.1978 bis 1. 3.1978			
	21.-22. 5.1978			
	9.-13. 2.1979	?	20. 5.1979	1,1

Tabelle 18

Schutzmassnahmen für Irbisse in den Ländern des Verbreitungsgebiets.

Nation	Schutzmassnahmen	Autoren
UdSSR	geschützt	BUCHHOLZ (1963) NASIMOVICH (1970) SIMON & GEROUDET (1970)
Mongolische Volksrepublik	nicht geschützt	HIBBERT (1967) SIMON & GEROUDET (1970)
Volksrepublik China	?	?
Nepal	geschützt	SCHALLER (1977) JACKSON (1979)
Indien	geschützt seit 1952	SIMON & GEROUDET (1970) SCHALLER (1977)
Pakistan	geschützt seit 1968	ROBERTS (1977) SCHALLER (1977)
Afghanistan	?	?

'Fur Trade Federation' bannte den Handel mit Irbis-Fellen
1971

Der Irbis ist im Washingtoner Artenschutzabkommen im Anhang I
aufgeführt (1. Juli 1975)

Tabelle 19

Zusammenfassung von Gröszen- und Gewichtsmassen von Irbissen.
Quellen für Gröszenmassen (in cm): HALLIENORTH (1977), LYDENKER (1924), OGNEV (1962), POCKOCK (1930), SCHNEIDERMANN (pers. Mitt.), SHAPOSHNIKOV (1956), SIDDIQI (1961), WARD (1924).
Quellen für Gewichte (in kg): BLOMGVIST (pers. Mitt.), FOSTER (pers. Mitt.), MAYO (1967), POHLE (pers. Mitt.), RUEDI et al. (1978), SCHALLER (1977), SHAPOSHNIKOV (1956), VOGT (pers. Mitt.), WENSING (pers. Mitt.).

	Männchen	Weibchen	?
Körpermasse			
Kopf-Rumpf-Länge			
mean	108.0	108.6	105.9
SD	5.2	11.9	10.1
n	2	3	5
Schwanz-Länge			
mean	91.4	87.6	93.5
SD	0.0	3.3	4.2
n	2	3	5
Gesamt-Länge			
mean	199.4	189.0	195.9
SD	5.4	8.6	11.2
n	2	2	8
Schädelmasse			
Condylbasal-Länge			
mean	17.0	16.1	15.2
SD	0.2	0.2	1.2
n	3	3	18
Zygomatikum-Breite			
mean	12.8	12.4	
SD	0.6	0.4	
n	3	3	
Gewicht *			
mean	43.2	33.8	
SD	6.3	4.6	
n	9	12	

*
Aufgrund der hier zusammengefassten Gewichtsmessung aus der Literatur und aus persönlich mitgeteilten Informationen muss die obere Gewichtsgrenze von 75 kg nach PETZSCH (1969), HELTIER (1972) und GUGGISBERG (1975) mit einem Vorbehalt versehen werden.

Tabelle 20

Irbis-Geburten und -Aufzuchten in Anwesenheit des Vaters.

Geburt	Zoo	Bemerkungen	Autoren
Mai 1906	Hamburg	Männchen starb 4 Wochen nach Geburt der 2 Jungen, Weibchen zog diese nachher allein mit Erfolg auf.	HAGENBECK (1908)
29.5.1936	Dresden	Männchen trägt die Jungen zum Weibchen zurück.	KRUMBIEGEL (1937)
11./12.6.1956	Kopenhagen	vermutlich primipares Weibchen, ev. auch ungenügende Lactation. Männchen und Weibchen beachten die Jungen nicht, daher Handaufzucht.	ANDERSEN (1957)
24.5.1964	Alberta Game Farm	"male performed most of the grooming and attended carefully to the cubs"	OEMING (1966), FREEMAN (1977:43)
1.7.1977	Howletts	"the male remained in the cage but always settled some distance from his cubs"	BEGG (1978: 104) STOCKS & MARK (1978)

Tabelle 21

Literaturangaben zu direkten Beobachtungen von Irbissen, nach DANG (1967), KUZNETSOV & MATYUSAKIN (1962), LYDEKKER (1924), OGNEV (1962), SCHALLER (1977, mit weiteren Literaturangaben), SHAPOSHNIKOV (1956), STOCKLEY (1928) und WARD (1923)

Anzahl Irbisse zusammen	Anzahl Beobachtungen
----------------------------	----------------------

1	51
2	12
3	3
4	-
5	1

Tabelle 22

Literaturangaben zu Irbis-Beutetieren.

Autoren: (1) BUCHHOLZ (1963), (2) DANG (1967), (3) GRZIMEKS Tierleben, (4) HEDIGER (1975), (5) JACKSON (1977), (6) JACKSON (1979), (7) LYDEKKER (1924), (8) KOVIKOV (1962), (9) OGNEV (1962), (10) POKROVSKIJ (1974), (11) SCHALLER (1977), (12) SHAPOSHNIKOV (1956), (13) SINGH (1968), (14) STOCKLEY (1928), (15) STROGANOV (1969), (16) WARD (1923), (17) WARD (1924).

Beutetierart	Gewicht (kg)	Geburten (Monate) aus 3, 4, 11	Autoren
Moschustier, <u>Moschus moschiferus</u>	7 - 17		2, 5, 17
Hirsch, <u>Cervus sp.</u>	75 - 340	V, VI	10, 15
Reh, <u>C. capreolus</u>	15 - 50	V, VI	10, 12
Kropfgazelle <u>Gazella subgutturosa</u>	12 - 85	IV, V	8, 10
Goral, <u>Nemorhaedus goral</u>	25 - 35	III, IV	2, 10
Serau, <u>Capricornis sumatraensis</u>	55 - 140		2
Takin, <u>Budorcas takin</u>	bis 350	II - IV	2
Tahr, <u>Hemitragus jemalhicus</u>	80 - 105	IV - VII	2, 5, 12
Markhor, <u>Capra falconeri</u>	32 - 110	IV - VI	11, 14
Steinbock, <u>Capra ibex</u>	35 - 150	V, VI	2, 11, 12, 17
Blauschaf, <u>Pseudois nayaur</u>	25 - 80	V, VI	2, 5, 6, 7, 11, 16
Wildschaf, <u>Ovis ammon</u>	20 - 230	IV - VII	11
Wildschwein, <u>Sus scrofa</u>	50 - 350	III, IV	8, 10
Igel, <u>Erinaceus sp.</u>	1		12
Pika, <u>Ochotona sp.</u>	.1 - .4		8
Murmeltier, <u>Marmota sp.</u>	4 - 8	IV, V	1, 8
Kleinnager			1, 2, 5, 15
Braunbär (2-jährig) <u>Ursus arctos</u>			12
Haustiere: Hund, Rind, Yak, Pferd, Maultier, Ziege, Schaf			2, 5, 9, 13

Tabelle 22 (Fortsetzung)

Literaturangaben zu Irbis-Beutetieren

Beutetierart	Autoren
Rebhuhn, <u>Perdix perdix</u>	1
Chukar-Steinhuhn, <u>Alectoris graeca chukar</u>	17
Felsenhuhn, <u>Tetraogallus sp.</u>	2, 15
Glanzfasan, <u>Lophophorus impejanus</u>	17

Eine ausführliche Zusammenfassung vor allem der russischen Literatur über Irbis-Beutetiere findet man in HEPTNER & SLUDSKIJ (1960). Sie entspricht weitgehend der hier zusammengefassten Resultate.

Tabelle 23

Verhaltens Elemente des direkten physischen Kontakts zwischen zwei Irbissen (Leitelemente)

1. Begrüßungsverhalten

1. 1. Köpfchengeben Ein Irbis berührt mit seiner Stirn einen Artgenossen.
1. 2. Analfeldschnuppern Die Nase eines Irbis ist näher als 2 cm an der Ventralseite der Schwanzwurzel eines Artgenossen.
1. 3. Präsentieren Ein Irbis hält seine Schwanzbasis mindestens waagrecht, während die Nase eines Artgenossen sich näher als 1 m bei der Analregion des ersten Tiers befindet.

2. Allogrooming

2. 1. soziales Felllecken Ein Irbis berührt mit seiner Zunge das Fell eines Artgenossen.

3. Spiel

3. 1. Anspringen Ein Irbis springt auf einen Artgenossen. Juvenile Individuen strecken dabei die Vorderbeine seitwärts ab.
3. 2. Aufstehen Ein Irbis berührt mit mindestens 2 Pfoten einen Artgenossen während mehr als einer Sekunde.
3. 3. Rollen-Beissen Zwei Irbisse beißen sich gleichzeitig gegenseitig während sie am Boden liegen.

4. Agonistisches Verh.

4. 1. Tatzenhieb Ein Irbis bewegt eine supinierte Vorderpfote auf einen Artgenossen hin, der näher ist als 2 m.
4. 2. Drohen Ein Irbis fixiert einen Artgenossen während er die Hinterbeine durchstreckt und den Kopf schräg hält.

5. Paarungsverhalten

5. 1. Kopulationshaltung (Lordosis) Ein Irbis kauert, während er die Hinterfussgelenke vom Boden abhebt.
5. 2. Kopulation Intromissio penis, gleichzeitig äussert das Männchen den Paarungsschrei und führt z. T. den Paarungsbiss aus.
-

Tabelle 24

Soziale Verhaltens Elemente, die in mehreren Funktionskreisen auftreten können (Uebergangselemente)

- | | |
|-----------------|---|
| 1. Pföteln | Ein Irbis berührt mit einer Vorderpfote den Rumpf oder die Extremitäten eines Artgenossen. |
| 2. Anrennen | Ein Irbis nähert sich mit einer Geschwindigkeit von mehr als 10 km/h einem Artgenossen auf weniger als 2 m. |
| 3. Ueberstehen | Ein Irbis steht über einem liegenden Artgenossen. |
| 4. Handauflegen | Ein Irbis berührt mit einer Vorderpfote den Rücken eines Artgenossen. |
| 5. Beissen | Ein Irbis berührt mit den Zähnen den Körper eines Artgenossen. |
-

Tabelle 25

Verhaltenselemente der Kommunikation

- | | |
|--|---|
| 1. Mimik (vgl. LEYHAUSEN 1973:Abb. 79) | |
| 1. 1. Ohren senken | Die Ohren werden so weit abgesenkt nach den Kopfseiten, dass die Spitzen tiefer liegen als der höchste Punkt des Kopfs. |
| 1. 2. Ohren drehen | Die Ohröffnungen sind zur Seite oder nach hinten gerichtet. |
| 2. Gestik | |
| 2. 1. Präsentieren | vgl. Tab. 23 (1. 3.) |
| 2. 2. Ringelschwanz | Die distale Schwanzhälfte wird nach oben-vorn gekrümmt. |
| 2. 3. Schwanzbasiszucken | Der Schwanz wird während höchstens 2 s angehoben, so dass der proximale Bereich horizontal oder über der Horizontalen verläuft. |
| 2. 4. Schwanzspitzenzucken | Der distale Schwanzviertel wird dorsal eingerollt und wieder gestreckt. |
| 2. 5. Schwänzeln | Die Schwanzspitze wird lateral hin und her bewegt. |
| 3. Lautäußerungen | |
| 3. 1. Prusten | ausführliche Beschreibungen in PETERS (1978) und RIEGER & PETERS (im Druck), ergänzt mit Sonagrammen |
| 3. 2. Fauchen | |
| 3. 3. Knurren | |
| 3. 4. Mauzer-Hauptruf | |
| 3. 5. Paarungsschrei | |
-

Tabelle 26

Autogrooming-Verhaltens Elemente

- | | |
|-------------------|--|
| 1. Fellecken | Ein Irbis berührt mit der Zunge den Körper, mit Ausnahme der Vorderpfoten distal vom Ellbogengelenk. |
| 2. Fellknabbern | Ein Irbis berührt mit den Incisiven sein Fell. |
| 3. Pfotenlecken | Ein Irbis berührt mit der Zunge eine seiner Vorderpfoten distal vom Ellbogengelenk. |
| 4. Gesichtreiben | Ein Irbis berührt mit einer Vorderpfote seinen Kopf und bewegt die Pfote nach vorn gegen die Nase. |
| 5. Gesichtwaschen | abwechselnd Pfotenlecken und Gesichtreiben |
-

LEBENS LAUF

RIEGER, Ingo

* 15. Januar 1952 in Zürich, von Fischenthal ZH

Ausbildung:

1958 - 1961: 1. - 3. Primarschulklasse in Urdorf ZH

1961 - 1964: 4. - 6. Primarschulklasse in Zürich

1964 - 1967: 1. - 3. Sekundarschulklasse in Zürich

1967 - 1971: 1. - 5. Klasse der Oberrealschule Zürich

1971 : Eidg. Matur C

1971 : Teilnahme am Wettbewerb SCHWEIZER JUGEND FORSCHT

1971 - 1976: Zoologie-Studium an der Universität Zürich

1. Nebenfach: Botanik

2. Nebenfach: Anthropologie

Diplomarbeit bei Prof. Dr. H. HEDIGER über

"Markierungs- und Sozialverhalten von Streifenhyänen im Zoologischen Garten Zürich"

Vorlesungen und Kurse folgender Dozenten wurden

belegt: BACHOFEN, BATSCHLET, BIEGERT, BURLA,

CHEN, CLAUDE, GLASER, HANSEN, HEDIGER, HEUSSER,

HUENERMANN, ISENBUEGEL, KUBIK, KUMMER, KURT,

NIEVERGELT, NOETHIGER, OSWALD, RAST, SCHEFFRAHN,

SCHMID, TARDENT, WANNER, WEHNER, ZISWILER.

1976 - 1980: Dissertation bei Prof. Dr. H. HEDIGER über

"Beiträge zum Verhalten von Irbissen in Zoologischen Gärten".

Erwerbstätigkeit:

1974 : 3 mon als Tierpfleger (BZL, Kantonsspital ZH)

1976 : 3 mon als Laborant (Immunolog. Labor, Kantonsspital ZH)

seit Feb. 77 techn. Angest. (Limnologie, Qualitätsüberwachung Wasserversorgung Zürich)

WS 1977/78, 1978/79 : Anthropologie-Unterricht an der Berufs- und Frauenfachschole Winterthur

